Н. ИЛЬИН



ГЕНЕТИКА И РАЗВЕДЕНИЕ СОБАК

Проф. Н. А. ИЛЬИН
Заведующий Научно-исследовательской Кюнологической лабораторией Ц Ш. в/с РККА

ГЕНЕТИКА и РАЗВЕДЕНИЕ СОБАК

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ ВВЕДЕНИЕ В КЮНОЛОГИЮ

с 77 рисунками

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЙ
АКАДЕМИИ



И 16 **ИЛЬИН Н. А.** — М.: 1992. — 164 с. с ил.

Предлагаем Вашему вниманию первое с 1932 г. переиздание книги Ильина «Генетика и разведение собак». В наше время, когда основные тенденции в разведении животных прочно закрепились на генетических принципах, блестящая работа профессора Ильина окажет неоценимую помощь специалистам-кинологам в их практической работе.

Выпуском этой книги Российское кинологическое Общество начинает издание серии книг по различным вопросам кинологии.

Готовятся к выпуску:

Языков «Дрессировка собак»
Р. Домманже «Дрессировка Фрамма».
Сборник стандартов пород собак (ФЦИ) и другая литература по кинологии

По поводу приобретения литературы обращаться:
121 002 Москва ул. Вахтангова д. 3.
Российское кинологическое общество.
Тел. 241-74-60 телефакс 241-74-60.

И $\frac{0301070000—064}{082\ (02)\text{-}92}$ 5-92

ISBN 5-082 (02)-064-4

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Предисловие	3
Введение. Кюнология как наука	5
Часть I. **Изменчивость собак**	
Глава I. Общие данные об изменчивости собаки	7
Глава II. Статика изменчивости	11
Индивидуальная изменчивость	12
Групповая изменчивость	19
Глава III. Динамика изменчивости	22
Изменчивость, вызываемая прямым влиянием внешней среды	—
Изменчивость, вызываемая наследственными различиями	28
Часть II. **Общие законы наследования в применении к собаке.**	
Глава IV. Основные законы Менделя (наследование качественных признаков)	31
Задачи по генетике собак (№№ 1—14)	50
Глава V. Наследование количественных различий в проявлении признака	51
Глава VI. Новообразования при скрещиваниях	60
Глава VII. Явления альбинизма	63
Глава VIII. Множественность действия генов	68
Задачи (№№ 15—23)	72
Часть III. **Наследственные свойства собак (частная генетика собаки).**	
Глава IX. Типы окраски и расцветки шерсти	73
Типы окрасок служебных собак	78
Типы окрасок «сторожевых» собак	94
Типы окрасок борзых собак	97
Типы окрасок у таксов	98
Типы окрасок легавых и гончих собак	99
Глава X. Типы окрасок глаз	106
Обзорная таблица основных генов окраски собак	112
Глава XI. Типы структуры шерстного покрова	113
Глава XII. Экстерьерные особенности формы и телосложения	118
Телосложение, рост и величина	—
Череп, его размеры и форма	119
Уши и нос	125
Конечности и хвост	127
Глава XIII. Физиологические особенности	128
Часть IV. **Методы разведения и основы селекции собак.**	
Глава XIV. Селекция и методы разведения	131
Глава XV. Родственное разведение (инбридинг)	133
Глава XVI. Чистые линии и отбор	141
Глава XVII. Разнородное спаривание	143
Промышленное скрещивание и видовая гибридизация	—
Преобразовательное скрещивание (грейдинг)	144
Вводное (ауткроссинг) и воспроизводительное скрещивание	148
Глава XVIII. Наследование преобретенных признаков	150
Глава XIX. Схема подбора производителей	155
Общий подход к выбору производителя	156
Экстерьер	157
Кондиции	—
Здоровье	158
Рабочие качества	—
Наследственные задатки	159
Простейшее определение	160
Схема оценки производителя	162
Заключение	162

ПРЕДИСЛОВИЕ

Сильное развитие обобществленного сектора в собаководстве нашего Союза властно потребовало подведения научного фундамента под практическую работу по использованию и разведению служебных собак. Это требование включает в себя, с одной стороны, побуждение к развертыванию научно-исследовательской работы по биологии служебных собак и, с другой, — запрос со стороны рядовых работников собаководства и растущих новых кадров на популярные книги по кюнологии, излагающие последние достижения совремемнной научной мысли.

Начало планомерной организации научной работы по кюнологии в служебном собаководстве по СССР было положено созданием научно-исследовательской кюнологической лаборатории при Центральной школе военного собаководства. Организация лабораторной базы для научной работы позволила приступить к концентрации рассеянных научных материалов по кюнологии в одной научной ячейке, что в свою очередь способствовало и составлению настоящей книги.

Наряду с довольно большим количеством практических книжек по собаководству современная литература как русская так и заграничная, совершенно лишена научно выдержанных руководств по собаковедению, излагающих современные научные достижения. Большой спрос на такую литературу вызвал появление целого ряда фальсифицированных — «под науку» — книжек, написанных нередко лицами, не имеющими никакого отношения к науке и подчас совершенно неграмотными в биологии.

Издание общедоступных книг по кюнологии, излагающих современные достижения науки в применении к познанию собаки, должно дать необходимую собаководам теоретическую базу для их повседневной работы по разведению и использованию собак. Задачей настоящей книги и является ознакомление собаководов и вузовцев с основными данными по генетике и селекции собак, поскольку это является необходимой теоретической базой для сознательной работы по разведению и племенному улучшению собак.

Мы надеемся, что настоящая книга может послужить в качестве руководства и пособия по генетике и селекции собак для слушателей курсов и техникумов, для студентов зоотехнических, звероводческих и ветеринарных вузов и для рядовых работников собаководства, имеющих отношение к племенной работе (заведующий питомником, ветврач, начальник школы собаководства, осоавиахимовец и т. д.)

При составлении книги пришлось преодолеть немалые трудности.

Полное отсутствие такого рода руководств придавало работе по составлению книги пионерский характер. Единственная книга на эту тему — немецкого ветеринара Шеме — представляет собою своеобразную смесь научной осведомленности в некоторых вопросах и научной отсталости и непонимания современной биологии в целом и поэтому не могла быть использована для нашей работы, за исключением отдельных деталей. Ряд других книг под заглавием «кюнология» (в частности книга Мюллера, переведенная и на русский язык[1] дает почти исключительно сведения по анатомии и происхождению собак и описание их пород.

Наряду с этим большая разбросанность литературных научных кюнологических данных по различным источникам (журналы, специальные статьи, монографии и т. д.), при почти полном отсутствии сводочных работ, чрезвычайно усложнило сбор литературных данных.

Само собою понятно, что я не ставил себе целью дать полный охват проблем генетики в кюнологии, а лишь пытался дать, с одной стороны, введение в генетику и селекцию собак, а с другой — изложить результаты некоторых шаших работ по элементарной генетике служебных собак. Отмечая трудности, стоявшие на пути этой первой попытки изложения свода научных данных по биологии собаки, отдаю свою работу на суд читателей и прошу сообщать мне все замеченные недостатки как по линии конкретного материала, так и неполноты освещения основных вопросов.

Н. А. Ильин.

---

[1] Мюллер Г. Здоровая собака (Кюнология) Витебск 1929. (Русский перевод сильно исковеркан. Глава о разведении совершенно устарела).

ВВЕДЕНИЕ

КЮНОЛОГИЯ КАК НАУКА

Предметом изучения кюнологии (от греческих слов: *kuon* — собака и *logos* — учение, наука) являются строение, жизнь, породы и эволюция собак. В житейской практике очень часто этому слову придавали неправильное толкование, понимая под словом «кюнолог» каждого любителя собак, мало-мальски разбирающегося в породах собаки, ее содержании или дрессировки. Строго говоря, к ю н о л о г и я д о л ж н а с т а т ь п о с в о е м у с о д е р ж а н и ю и м е т о д а м т а к о й ж е н а у к о й, к а к и л ю б а я д р у г а я н а у к а, з а н и м а ю щ а я с я и з у ч е н и е м ж и в ы х с у щ е с т в.

Сообразно трем своим основным задачам кюнология как наука естественно распадается на три самостоятельных дисциплины: 1) наука о строении собаки — анатомия собаки, 2) наука о жизнедеятельности собаки как отдельной особи — физиология собаки, включающая в качестве одной из своих глав учение о высшей нервной деятельности собаки, и 3) наука о формах жизни собаки как звена в цепи следующих друг за другом поколений, получающихся благодаря способности собаки размножаться — биология собаки (или кюнология в узком смысле слова) с наиболее мощно развитой частью — генетикой собаки, непосредственно связанной с полупрактической частью — учением о разведении и селекции; здесь же в качестве особой главы можно выделить учение о породах собаки (кюнорасоведение).

Изложение основных данных по генетике в той ее части, которая является необходимой для сознательной работы по разведению собак, и является содержаием настоящей книги.

Приступая к знакомству с теоретическими основами учения о разведении собак, мы должны прежде всего иметь в виду то обстоятельство, что собаки (как и все остальные живые существа) не представляют собою животных, совершенно сходных друг с другом, но среди них можно легко обнаружить большое количество различий как между большими группами собак, имеющими в известной степени различное происхождение (разные породы собак), так и между отдельными особями, относящимися к одной породе и следовательно до некоторой степени, связанными общностью происхождения.

Это явление, носящее название и з м е н ч и в о с т и, открывает нам необозримое поле деятельности с почти неограниченными возможностями выбора соответствющих нашим потребностям свойств собаки.

Само собою понятно, что в большинстве случаев при разведении особенно ценными для нас будут являться те особенности и качества собак, которые могут передаваться от родителей к потомкам, т.-е. признаки н а с л е д с т в е н н ы е. Изучение законов, согласно которым происходит передача признаков по наследству от родителей к детям, и будет являться вторым, основным вопросом, подлежащим нашему изучению.

Благодаря непрерывно происходившим процессам изменчивости и наследственности в связи с вековыми воздействиями внешней среды и влияниями искусственного отбора и развилась постепенно в давно прошедшие времена домашняя собака, получившаяся путем приручения диких и полудиких животных, близких к нашей собаке — волков и шакалов (рис. 1).

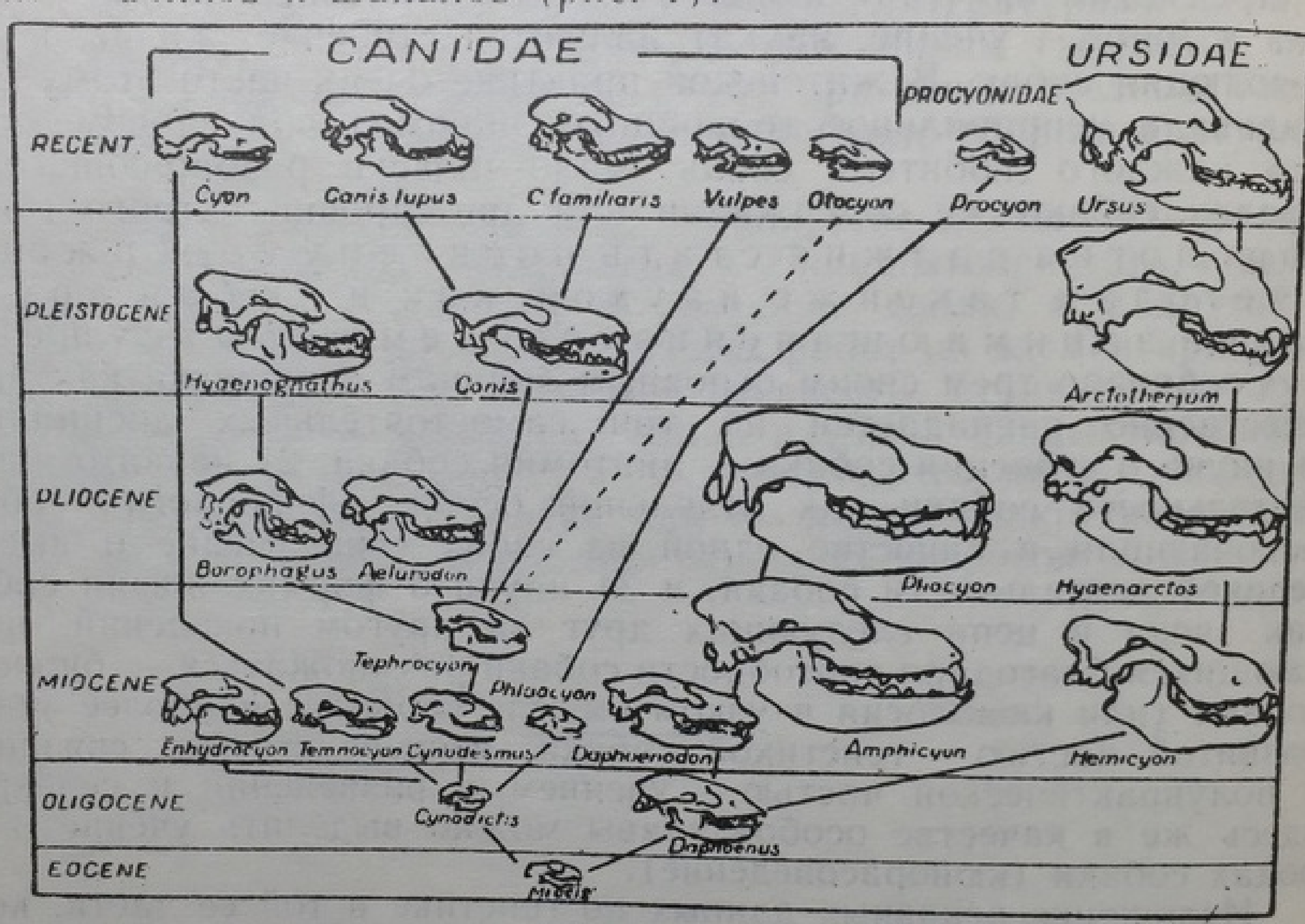


Рис. 1 «Родословное дерево» указывающее происхождение домашней собаки. Canidae — собачьи. Ursidae — медвежьи. Горизонтальные ряды — геологические эпохи, верхний ряд-современность. (Из Мэттью, 1930).

Только после того, как мы познакомимся с особенностями того собачьего материала, с которым мы имеем дело, после того как мы узнаем основные положения об изменчивости собак, о закономерностях в наследовании их свойств, — только после всего этого мы сможем приступить к разбору второй части прикладной биологии собаки — к учению о путях и способах выведения нужных нам форм и рабочих качеств, к учению о м е т о д а х р а з в е д е н и я собак. Таков план нашего изложения.

ЧАСТЬ I

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОБАК

ГЛАВА I

ОБЩИЕ ДАННЫЕ ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ СОБАКИ

Каждому хорошо известно, что различные особи собак, даже принадлежащие к одной породе, чрезвычайно сильно отличаются друг от друга по внешним формам, жизненным особенностям и психическим свойствам. Совершенно невозможно найти двух собак, совершенно сходных между собою; опытный наблюдатель всегда сможет обнаружить между ними различия. Количество различий между отдельными особями еще более увеличивается благодаря существованию многих пород и подпород собак, различающихся между собою по целому ряду признаков. Это свойство организмов обладать большим или меньшим количеством различий (так же, как и само существование этих различий) как между отдельными особями, так и между группами особей, относящимися к одному и тому же виду животных (в нашем случае — к виду домашняя собака), носит название изменчивости.

Домашняя собака является чрезвычайно изменчивым животным. Другие виды животных, даже самые изменчивые, как например кролики и куры, обладают все-таки меньшим разнообразием форм, чем собаки.

Одно внешнее поверхностное знакомтсво с разными породами показывает нам очень большую изменчивость в сложении собак. Так мы видим: стройных, легко сложенных борзых, на высоких ногах, с сильно развитой грудью и подтянутым пахом; неуклюжих, карликообразных такс, с короткими искривленными ногами; массивных, крепко стоящих ротвейлеров, с хорошо развитой мускулатурой; пропорционально сложенных, удлиненных немецких овчарок и почти квадратных эрдель-терьеров; уродливых; болезненно сложенных бульдогов и т. д. (рис. 2).

Размеры собак очень сильно колеблются. Самыми крупными собаками являются альпийские горные собаки, сан-бернары, немецкие доги, борзые; самыми мелкими — различные комнатные собачки — джин, пекинские собачки, болонки.

По данным И. Ж. Сент-Илера, у наиболее крупных собак длина тела достигает 133 *см* (альпийские горные собаки), а у маленьких собак — 22 *см* (карликовые комнатные собачки).

Высота взрослых собак колеблется от 90 — 100 (борзые и горные пастушьи собаки) до 18 — 15 *см* (японский джин и пекинские собачки). Максимальный рост был отмечен Гольдсмисом у ирландского волкодава — 120 *см*.

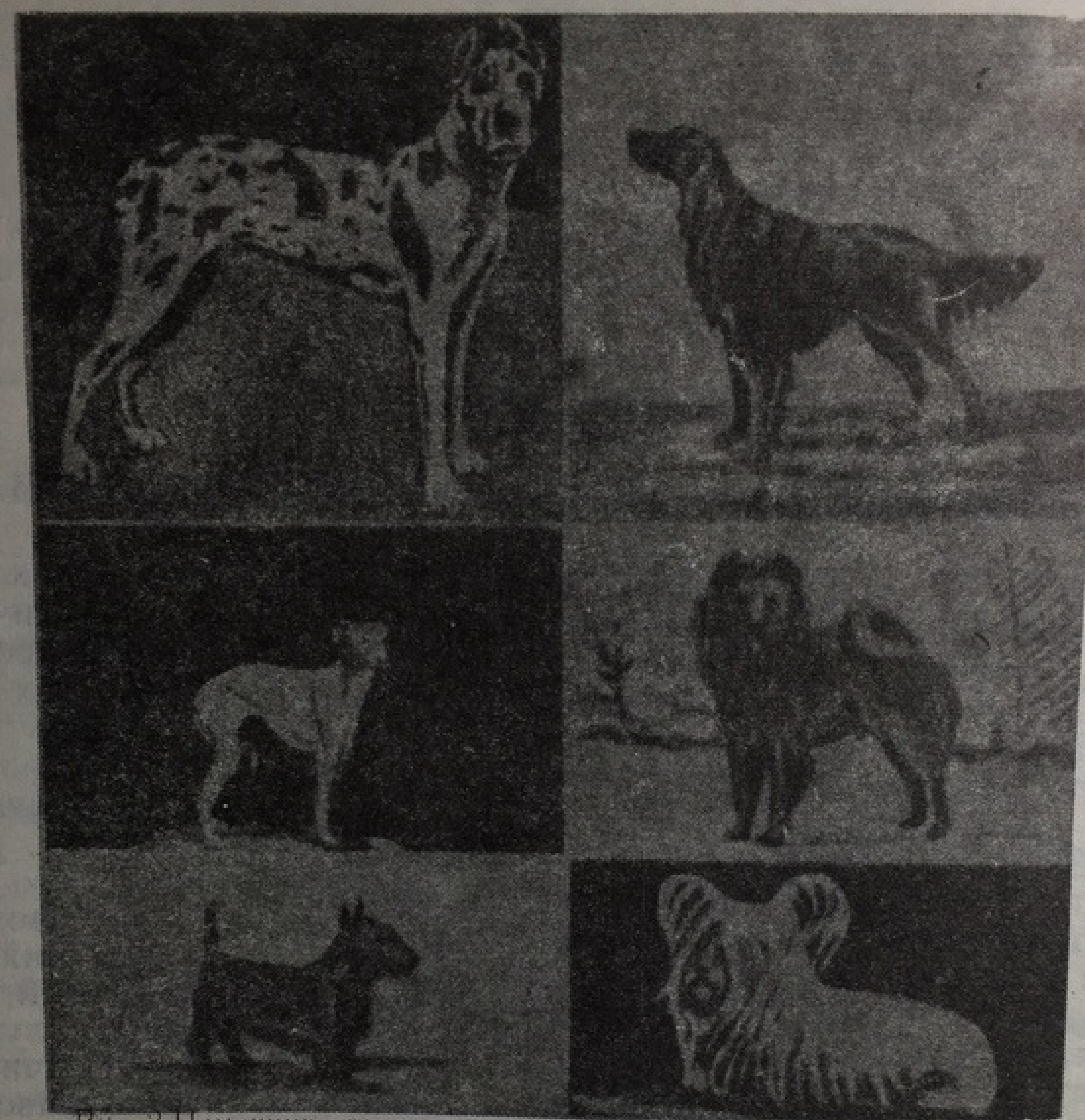


Рис. 2 Изменчивость телосложения собак. *A* — немецкий дог, *B* — ирландский сеттер, *C* — левретка, *D* — самоедская собака (лайкоподобная), *E* — шотландский терьер, *F* — скайтеррьер. Примерно соблюдены относительные размеры собак. (Из Сайнота и Денна, 1925).

Вес собаки колеблется в среднем от 60 — 64 *кг* и выше (ньюфаундленды, леонберги, сан-бернары) до $1^1/_2$ — 1 *кг* и ниже (джин и пекинские собачки).

Отношение высоты тела, к его длине изменяется от 1:1 через 1:2 до 1:4. Отношение максимальных величин у крупных пород к минимальным (у мелких) является следующим.

По длине туловища	6:1
« росту	7:1
« весу	55:1
« объему	200:1[1]

[1] Последняя цифра по вычислениям Сент-Илера, первые 3—по нашим вычислениям.

Число сосков у собак, как сообщает Дарвин, колеблется от 7 до 10, наиболее частое количество — 8. Мне удалось видеть фокстерьера с 6 сосками (сука «Лени» Климентовича рис. 3). Обычно на каждой стороне тела имеется равное число сосков: 4 или 5, но иногда бывает различное число на разных сторонах.

Пальцев на ногах нормально бывает 5 на передних и 4 — на задних. Довольно часты случаи появления пятого и шестого пальцев на задних лапах.

Число зубов у собаки также подвержено колебаниям. Обычное число зубов у собаки 42, из них 26 коренных: 6 пар — в верхней челюсти, 7 пар — в нижней, т. е. $\frac{6 \text{ коренных}}{7 \text{ коренных}}$ Нередки случаи $\frac{7 \text{ коренных}}{7 \text{ коренных}}$ У короткомордых пород собак часты случаи $\frac{4 \text{ коренных,}}{5 \text{ коренных}}$ т. е. 18 коренных зубов и даже $\frac{4,}{4}$ т. е. 16 зубов У голой африканской собаки особенно часто наблюдаются недоразвитие и недостача зубов. Как установил еще Дарвин, в некоторых случаях у нее образуется только по одному коренному зубу с каждой стороны и несколько плохо развитых резцов; минимальных числом зубов у этой собаки является 4.

Время появления настоящих зубов также является изменчивым: так у меделяна постоянные зубы появляются в 4 или 5 месяцев, а у других пород период появления зубов часто растягивается на 7 или 8 месяцев.

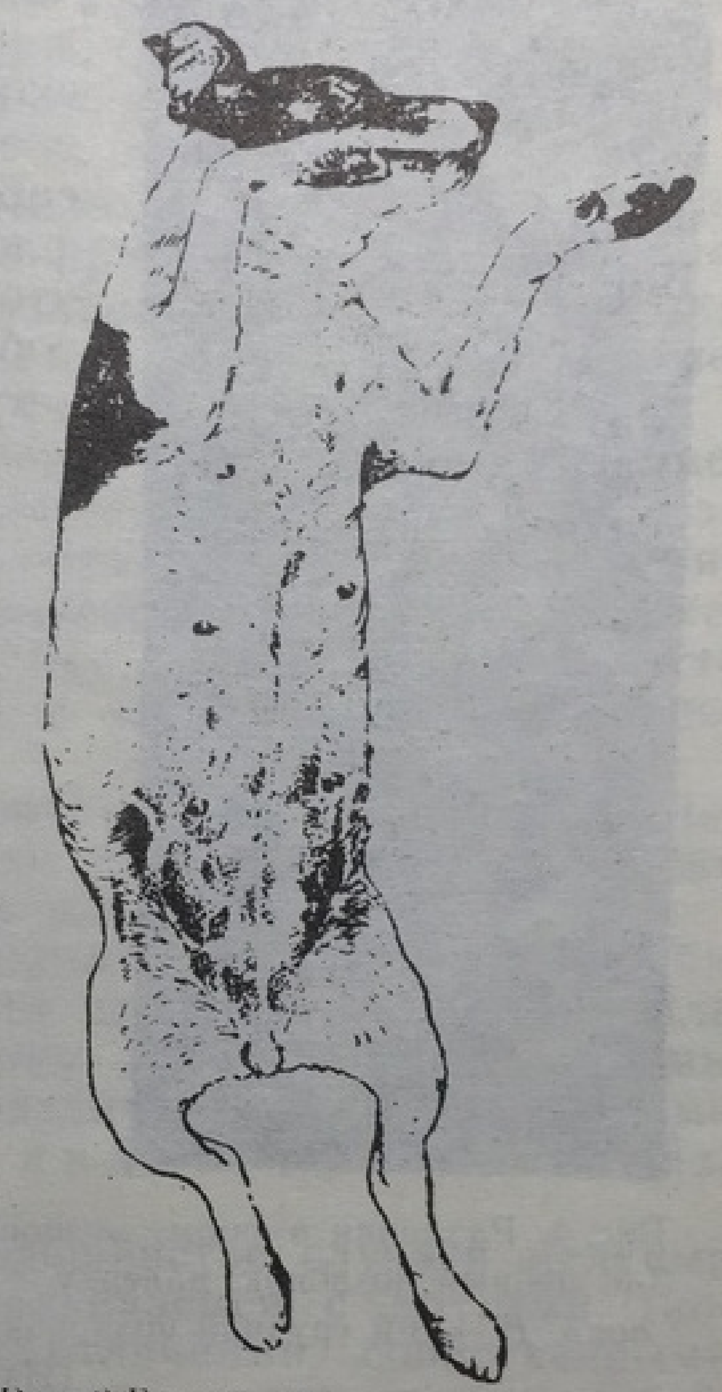


Рис. 3 Брюхо жесткошерстного фокстерьера самки с 6 несимметрично расположенными сосками. (ориг.)

Анатомические признаки тоже подвергаются колебаниям. Обычно у собак головной мозг — высокий, округлых очертаний, а у борзой — низкий, удлиненный и спереди суженный.

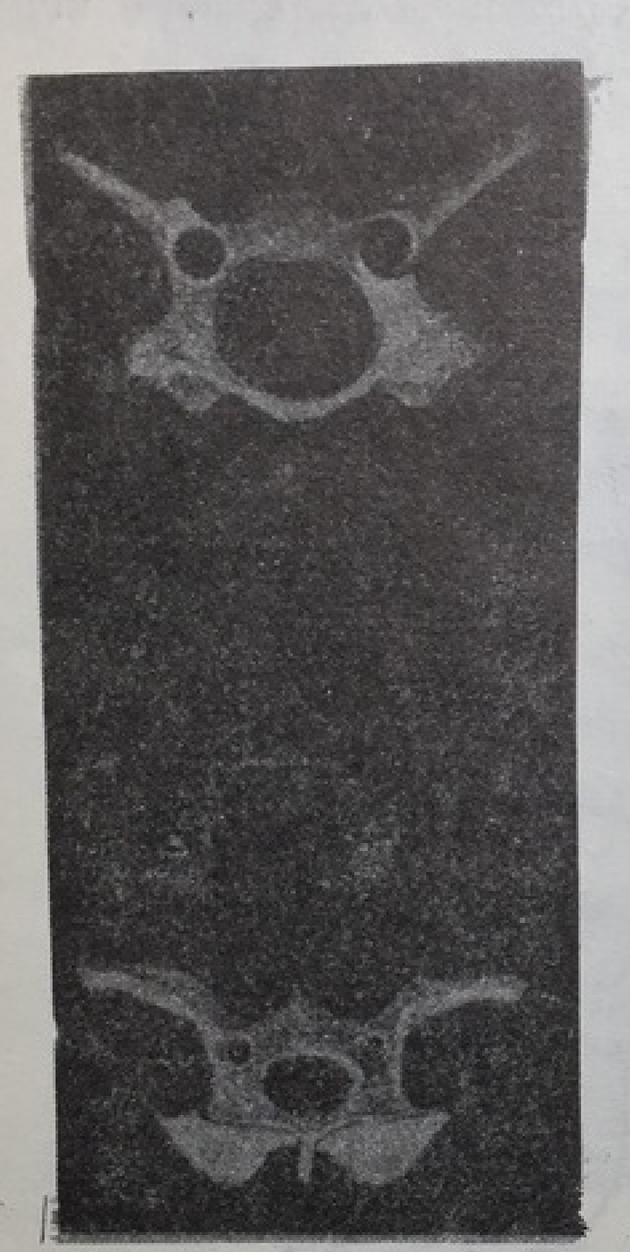
Число хвостовых позвонков колеблется от 2 до 20—22. Как показал Сассик (1925), форма позвонков и величина их просвета, служащего вместилищем для спинного мозга, подвержены очень сильным колебаниям у разных пород собак (рис. 4).

«Размеры различных костей черепа, изгиб нижней челюсти, положение суставных головок относительно плоскости зубов, форма задней ветви челюсти; форма скуловых дуг и височных впадин, положение затылочных костей», — все это, как показал Кювье, подвергается значительным изменениям.

Чтобы убедиться, насколько сильно изменчивы общие формы

черепа у разных собак, достаточно бегло просмотреть рисунки черепов, помещаемые в статьях и книгах о происхождении домашних собак. Различие в черепах разных пород столь велико, что при первом взгляде можно нередко отнести их к разным видам животных.

Разобранных примеров достаточно, чтобы убедиться в сильной изменяемости форм и строения собаки; в точно такой же мере подвержены колебаниям и все физиологические и психические свойства собаки. Каждому конечно известны и те различия в нравах, инстинктах и привычках, которые наблюдаются у различных собак. Ю. А. Васильев в научно исследовательской кюнологической лаборатории Центральной школы военного собаководства исследовал способность к образованию условных рефлексов у собак разных пород и нашел, что не только собаки разных пород, но и собаки одной и той же породы должны



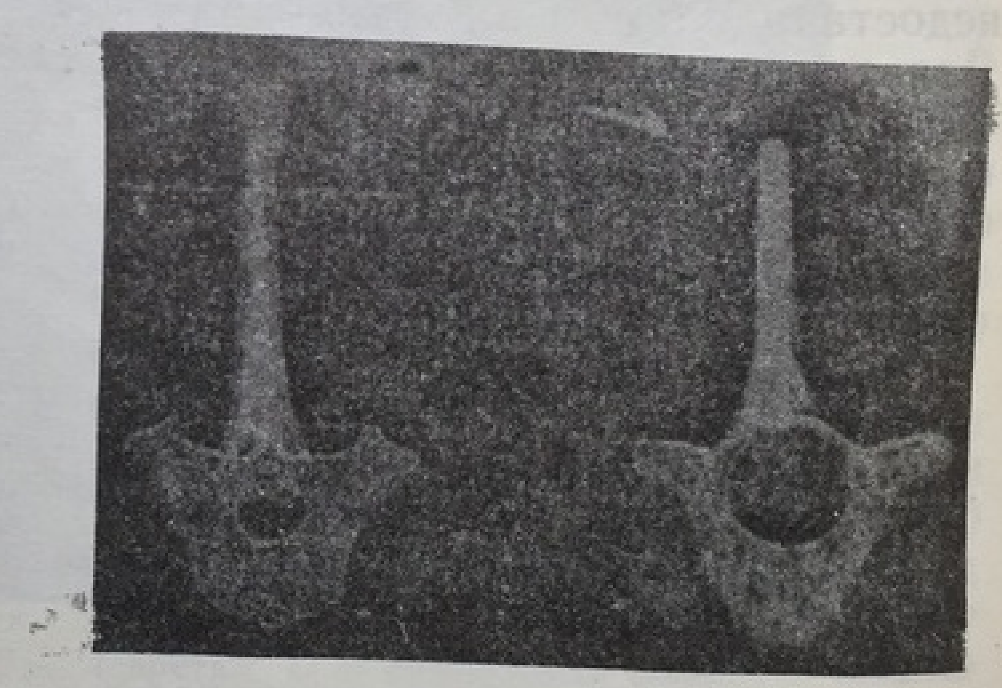


Рис. 4. Различия в форме позвонков и величине спинномозгового канала *А* — 3-й шейный позвонок: наверху — немецкого дога, внизу — карликового крысолова. *В* — 3-й грудной позвонок: слева немецкого дога, справа — гриффона. (Из Сассика, 1925).

быть отнесены к разным типам высшей нервной деятельности. Таких типов можно установить до 15: возбужденный, возбудимый, тормозимый, инертный, лябильный, уравновешенный, торпидный и т. п.

Из физиологических признаков, как установил Юатт и Якоб, даже пульс подвержен очень сильным колебаниям у разных собак. У молодых собак разных пород частота пульса колеблется от 95 до 140 ударов, у взрослых — от 70 до 125, у только что рожденных щенков — до 210—240.

Итак совершенно неоспоримо, что признаки собаки (как и всякого другого животного) подлежат чрезвычайно большим колебаниям у разных особей и собака по праву может быть названа одним из самых изменчивых животных. Этот факт с неизбежностью выдвигает необходимость специального изучения изменчивости собаки.

ГЛАВА II

СТАТИКА ИЗМЕНЧИВОСТИ

Как же нам изучать изменчивость? К изучению изменчивости, как и любого другого явления природы, можно подходить двояко.

Во-первых, изучая домашних собак, мы можем ограничиться только установлением существования тех или иных различий (по размерам, форме, окраске шерсти и т. п.) среди отдельных особей. Изучая таким образом большое количество животных, мы можем совершенно не обращать внимания на те причины, которые вызвали появление этих различий. В этом случае мы будем изучать изменчивость так сказать в неподвижном состоянии, статику изменчивости, как говорят — изменчивость как состояние (Филипченко).

Во-вторых, изучая изменчивость, мы можем исследовать ее как определенный процесс и выяснять те причины, которые обусловливают появление тех или иных различий. В этом случае мы будем заниматься изучением динамики изменчивости, изучением изменчивости как процесса (Филипченко).

Следует тут же отметить, что изучение изменчивости по существу должно происходить путем органического, целостного анализа всей изменчивости как таковой и таким образом противопоставление статики и динамики изменчивости является грубо-условным, методологически невыдержанным и потому имеющим лишь чисто практическое значение для введения в круг вопросов изменчивости.

Если мы вначале и займемся изучением и установлением существования определенных отличий среди собак, то мы сейчас же столкнемся с двумя разными «видами» изменчивости.

Во-первых, мы увидим, что отдельные особи собак, хотя бы даже и из одного помета, отлличаются друг от друга в той или иной степени по размеру, росту, весу и т. д.; при этом мы наблюдаем индивидуальные различия между отдельными особями. В этом случае говорят об индивидуальной изменчивости.

Во-вторых, наряду с такими, в большинстве случаев мелкими индивидуальными различиями мы сталкиваемся с другими (нередко гораздо более значительными) отличиями, совйственными не отдельным особям, а характерными для целых групп особей, относящихся в наиболее характерных случаях к определенным породам или подпородам собак. Такого рода изменчивость называют групповой изменчивостью.

Таким образом индивидуальной изменчивостью называют наличие тех или иных (большинстве случаев мелких) различий между отдельными особями, относящимися к любой группе организмов (вид, порода, подпорода.).

Групповой изменчивостью называют изменчивость организмов по признакам, свойственым (характерным) большей или меньшей группе животных, относящихся к одному виду (например к виду собак), или иначе: наличие различий между целыми группами особей, относящихся к одному виду.

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Если мы перейдем к рассмотрению индивидуальной изменчивости, то первый вопрос, который у нас должен возникнуть, будет: *как учесть и выразить* наблюдаемую нами изменчивость? Если мы имеем дело с *качественно* различными признаками, например с признаком присутствия определенной окраски или ее отсуствия, то учет изменчивости данного живого материала в элементарном виде не представит никаких затруднений: достаточно назвать, описать изучаемый признак (например белый цвет у известной, такой-то породы собак) и указать, как часто мы его встречаем (например в процентах от общего числа изученных особей).

Если же мы имеем дело с признаком *количественно* изменчивым, то приходится применять несколько более сложные способы учета изменчивости.

Разберем конкретный пример.[1] Изучая немецких овчарок Москвы, мы обнаружили, что длина головы у них является количественно изменчивым признаком. Среди овчарок мы встретили количетсво собак с короткой головой, длина которой равна 21 *см*. Наряду с этим нам попадались овчарки с очень длинной головой—в 28 *см*. Кроме того существует большое количество собак с промежуточной по величине головой, длина которой не достигает 28 *см*, но превышает 21 *см*. Когда мы изучили достаточно большое число немецких овчарок, то увидели, что все они по отношению к длине головы могут быть расположены в один непрерывный ряд, в котором имеются как формы с крайними длинами головы (самые короткоголовые и самые длинноголовые), так и особи с постепенными количественными переходами от самой короткоголовой до самой длинноголовой немецкой овчарки.

Для удобства учета изменчивости разобьем всех изученных нами овчарок на 8 групп, различающихся по длине головы на 1 *см*. Такие группы называются *классами*. Таким путем мы получим следующие 8 классов:

Длина головы (в сантиметрах) . . . . . .21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28.

Подсчитаем теперь, сколько особей обладает длиною головы в 21 *см*, затем длиною головы в 22, 23 *см* и т. д. и подпишем под каждым классом *число собак*, обладающих соответственной длиной головы. При этом для удобства в полученный нами таким образом ряд припишем и те ближайшие к крайним величинам длины головы, которые не были обнаружены ни у одной исследованной нами собаки (т. е. число собак этого класса равно нулю).

Таким путем мы получим следующую таблицу:

Длины головы (в сантиметрах)	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	Общее число собак (сокращенно *n*)
Число собак	—	1	5	9	31	36	32	13	4	—	131

[1] Нижеследующее по материалам научно-исследоватеской кюнологической лаборатории Центральной школы в/с. РККА

Полученный таким путем ряд собак носит название вариационный ряд (ряд изменчивости).

Взглянув на него, мы сразу составляем себе представление о характере изменчивости наших собак (немецкие овчарки Москвы) и о распределении их по отдельным классам. Но само собою понятно, что одного представления о вариационном ряде далеко недостаточно, и поэтому при точном изучении изменчивости определяют целый ряд математических величин, характеризующих данный вариационный ряд. Для вычисления почти всех этих величин требуется знание специальных математических методов, и потому мы ограничимся только указанием способа вычисления двух элементарнейших величин, определение которых не представит никакого труда для любого читателя.

Прежде всего мы всегда вычесляем так называемую среднюю величину нашего вариационного ряда. Для вычисления ее мы поступаем таким образом: величину каждого класса помножаем на соответствующую ему частоту (т. е. на виличину, выражающую число собак данного класса) и все полученные таким путем произведения мы складываем. Деля полученное число на общее число собак, мы и получаем искомую среднюю величину, обозначаемую сокращенной буквой *M* (начальная буква слова Media)

Вот ход этих вычислений:

$$
\begin{aligned}
21 \times 1 &= 21 \\
22 \times 5 &= 110 \\
23 \times 9 &= 207 \\
24 \times 31 &= 744 \\
25 \times 36 &= 900 \\
26 \times 32 &= 832 \\
27 \times 13 &= 351 \\
28 \times 4 &= 112
\end{aligned}
$$

Сумма=3 277, деленная на 131 (общее число собак)=25,01.

Вторая величина, характеризующая вариационный ряд, представляет собою тот класс, который чаще всего встречается в нашем вариационном ряду (класс с наибольшим числом собак). Этот класс называют модой или сокращенно *Mo*. В нашем случае мода=25. Здесь мода (25) практически равна средней величине (25,01, но Нужно иметь в виду, что это совпадает далеко не всегда бывает таким точным.

Для удобства и быстроты ориентировки в данном вариационном ряду следует отдельно отмечать крайние предельные классы нашего ряда. Их называют пределами, сокращенно «*lim*» (начальные буквы слова limites — предел). В нашем случае пределы: 21—28.

Однако для достаточно полной характеристики вариационного ряда недостаточно определить среднюю величину и две других указанных величины. Дело в том, что таким путем мы не получаем точного выражения того обстоятельства, как распределены собаки по всему вариационному ряду и сильно ли они сконцентрированы вокруг средней величины (и моды). Рассмотрим например для сравнения с нашим первым вариационным рядом (!) другой (вооб-

ражаемый) вариационный ряд (II) состоящий из того же числа собак, но иначе распределенных по тем же классам.

Таблица I

Классы / Вариац. ряд	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	Общее число измеренных собак
I	—	1	5	9	31	36	32	13	4	—	131
II	—	1	1	3	29	61	33	2	1	—	131

Ясно видно, что ряд II при тех же пределах, при том же числе собак и той же моде, что и в ряде I, отличается *иным* распределением собак по вариационному ряду, и именно тем, что большинство собак гораздо более сконцентрированы вокруг средней величины, чем это мы видим в ряде I. Чтобы это выразить в точной форме и производится вычисление особой величины — так называемого *квадратического уклонения*, сокращенно обозначаемого греческой буквой σ (сигма). В нашем случае квадратическое уклонение ряда I равняется 1,38, ряда II—0,94; разница совершенно очевидна.

Ввиду большой сложности вычисления этой величины излагать его мы не будем, ограничимся лишь указанием, что квадратиечское уклонение точно характеризует распределение особей в вариационном ряду, так как, если мы отложим вправо и влево от средней величины по величине квадратического уклонения, в образовавшемся таким путем участке вариационного ряда уложится около 68% от всего числа изученных особей, а при отсчете вправо и влево от средней величины по два квадратических уклонения мы обнимем около 95,5% от всего числа особей. Следовательно величина σ очень хорошо характеризует распределение особей в вариационном ряду.

Квадратическое уклонение приобретает еще большее значение потому, что исходя из него можно вычислить, на сколько точно определена средняя величина данного признака. Получаемое при этом число носит название *средней ошибки средней величины* (m) и показывает, на какую величину может отличаться истинная средняя величина от вычисленной нами M как в одну (увеличение), так и в другую (уменьшение) сторону, что выражается знаком $\pm$ (плюс-минус).

Итак мы видим, что учет индивидуальной изменчивости достигается:

1) построением вариационного ряда и
2) вычислением некоторых величин, характеризующих этот ряд в простейшем случае:

Пределы	— *lim*
Средняя величина с ошибкой	— $M \pm m$
Мода	— Mo
Квадратическое уклонение	— σ

Дадим все эти величины для измерения длины головы немецких овчарок:

$lim=21-29$; $M \pm m=25{,}01 \pm 0{,}12$; $Mo=25$; $\sigma=\pm 1 \cdot 38$; $n=131$

Для примера приведем еще три вариационных ряда для немецких овчарок:

I. Расстояние между надглазничными отростками

(в сантиметрах)	3	4	5	6	7	$n=$
Число собак	—	29	44	5	—	78

$lim=4-6$; $M \pm m=4{,}69 \pm 0{,}06$; $Mo=5$; $\sigma=\pm 0{,}58$; $n=78$.

II. Длина туловища

44	45	49	52	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	n
—	1	1	1	1	1	—	—	3	2	2	1	6	5	4	6	10	

68	69	70	71	72	73	74	75	n
8	5	6	6	5	3	1	—	78

$lim=45-74$; $M \pm m=66{,}02 \pm 0{,}62$; $Mo=67$; $\sigma=\pm 5{,}45$; $n=78$

III. Длина лба.

9	10	11	12	13	14	15	16	17	n
—	1	5	28	50	36	10	1	—	131

$lim=10-16$; $M \pm m=13{,}14 \pm 0{,}09$; $Mo=13$; $\sigma=\times 1{,}03$; $n=131$.

Итак мы видим, что для учета индивидуальной изменчивости прежде всего необходимо составить вариационный ряд. Построение вариационного ряда в форме таких табличек, как это приведено выше, не совсем однако удобно для быстрого и легкого обозрения изменчивости. На практике поэтому мы всегда пользуемся графическим изображением вариационных рядов в форме кривых. Построение таких кривых производится точно так же, как и любых других кривых, обычно встречающихся в жизни. Для примера все-таки разберем один случай.

Возьмем вариационный ряд длины голов немецких овчарок, приведенный выше. Проведем на бумаге две линии под прямым углом и горизонтальную линию, (так называемую ось абсцисс) разделим на равные части, соответствующие нашим «классам» длины головы: 20, 21, 22 ... *см*. Вертикальную линию (так называемую ось ординат) также разделим на равные части, соответствующие количествам собак: 5, 10, 15 ... особей. Далее против величины каждого класса по вертикалям нанесем на бумагу крестики, соответствующие количеству собак, приходящихся на данный класс; так например против класса «21 *см*» поставим крестик на уровне, соответствующем одной особи, против класса «22 *см*»—на уровне пяти особей и т. д. Если мы соединим теперь нанесенные крестики сплошной линией, то и получим графическое изображение нашего вариационного ряда, т. е. то, что называется вариационной кривой, или кривой изменчивости (рис. 5).

Вычерчивание такого рода вариационных кривых чрезвычайно удобно. Одного взгляда на такую кривую достаточно, чтобы получить общее представление об изменчивости данной группы животных по интересующему нас признаку, например, по длине головы, по длине туловища и т. д. Для сравнения мы приводим вариационные

кривые немецких овчарок по двум другим признакам: по расстоянию между надглазничными отростками (рис. 6) и длине туловища (рис. 7).

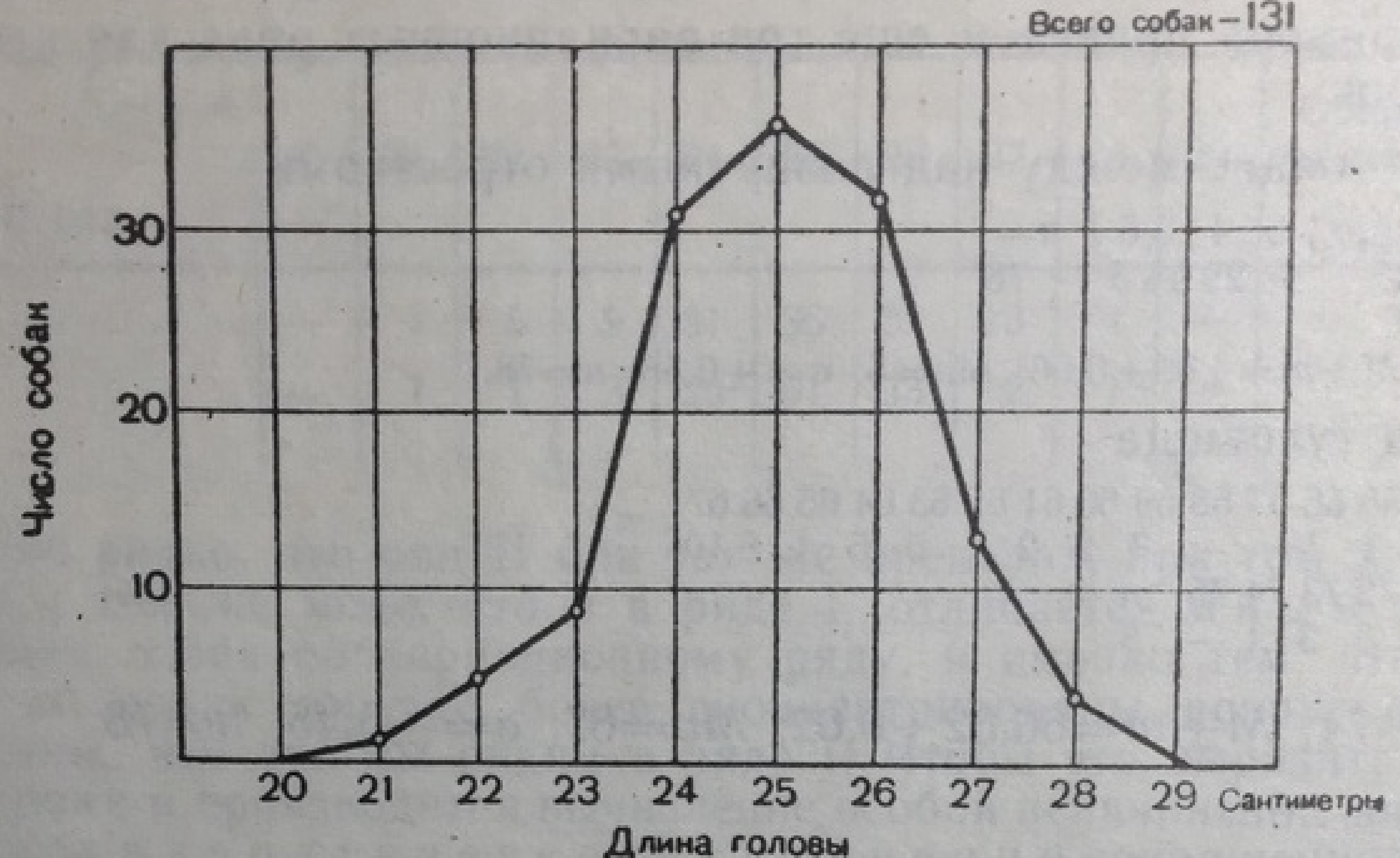


Рис. 5. Кривая изменчивости длины головы немецкой овчарки. (из Н. Ильина и Е. Масленниковой, 1930).

Простое рассмотрение и сопоставление этих вариационных кривых, даже без вычисления средней величины и квадратического уклонения, позволяют нам высказывать суждения и делать выводы о характере распределения особей по классам, о пределах изменчивости и моде в вариационных рядах по разным признакам (рис. 8). На практике при изучении изменчивости количественно отличающихся признаков и рекомендуется прибегать к такого рода графическому изображению наших рядов изменчивости.

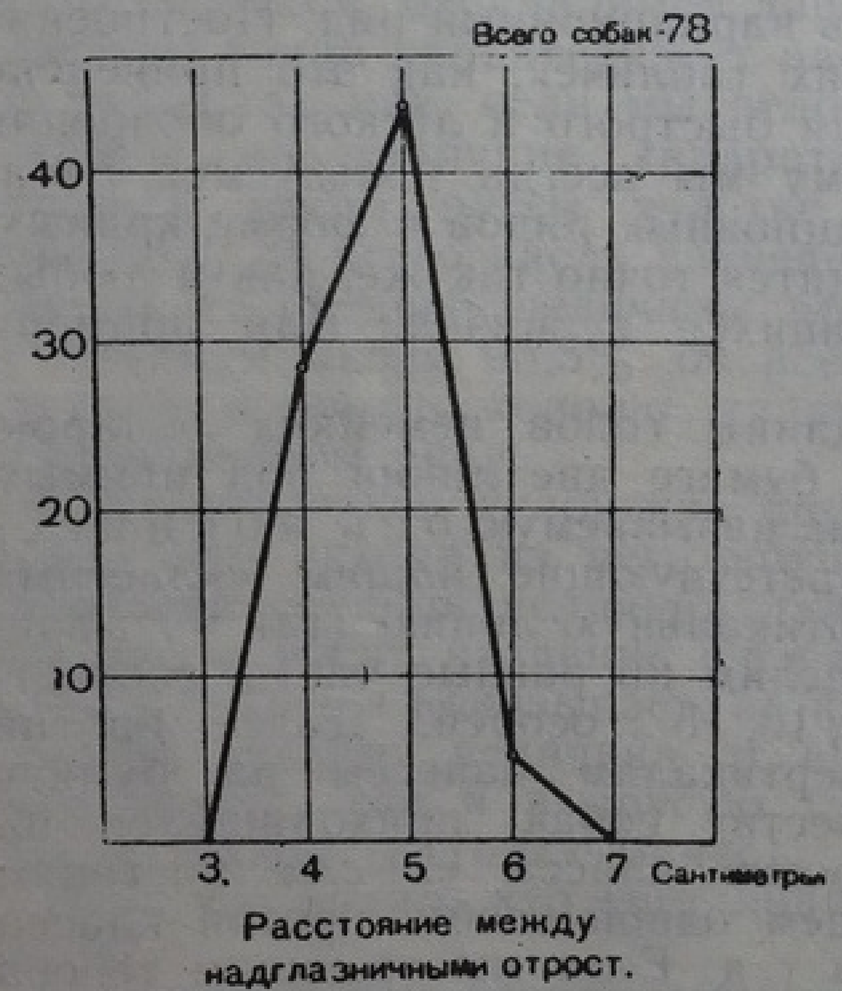


Рис. 6. Кривая изменчивости расстояния между надглазничными отростками, являющегося показателем ширины черепа немецкой овчарки. (Из Н. Ильина и Е. Масленниковой, 1930).

Если рассмотреть большое количество вариационных кривых, то можно без труда обнаружить некоторые их особенности, являющиеся для всех них общими. Обычный вид этих кривых таков, что они имеют больший или меньший «горб» (вершина) приблизительно по середине кривой, а справа и слева от этого «горба» кривая более или менее равномерно спадает до нуля. Замечательно, что этот «горб» находится обычно как раз в той части кривой, которая близка к средней величине (медии). Следовательно наи-

большее число особей приходится на класс с величиной, близкой к средней величине, а чем дальше от средней величины лежит другой какой-нибудь класс, тем меньше особей к нему относится.



Рис. 7. Кривая изменчивости длины туловища немецкой овчарки. (из. Н. Ильина и Е. Масленниковой, 1930).

Обратимся вновь к ряду изменчивости длины головы. Наибольшее число особей (36) приходится на класс с длиною головы в 25 *см*; средняя же величина равна 25,01 *см*. Собаки, не сильно

Рис. 8 Графическое изображение воображаемого ряда изменчивости (ряд II) для сравнения с рис. 5 (ряд I). Квадратическое уклонение ряда I=1,38, ряда II=0,94. Пределы колеблемости одинаковы (Ориг.).

отклоняющиеся от средней величины, например с черепом в 24 *см*, встречаются в несколько меньшем количестве—31. Собак с черепом, более сильно отклоняющимся от средней длины, например

с черепом в 22 *см*, имеется значительно меньше — 5 штук, а с черепом в 21 *см* — всего 1 особь из 131. Таким образом чем дальше отстоит от средней величины данный признак, тем меньше особей им обладает, т. е. наибольшие отклонения встречаются реже всего. Это положение является основным при изучении индивидуальной изменчивости и носит название закона Кетлэ, по имени бельгийского ученого Кетлэ, открывшего этот закон. Мы можем коротко выразить закон Кетлэ в такой формулировке:

Чем больше уклоняется от средней величины данная особь, тем она реже встречается и при этом одинаково часто при одинаковых уклонениях как вправо так и влево от средней величины. Или иначе: Частота появления данной особи обратно пропорциональна величине уклонения от средней величины.

Если рассчитать математически точно частоту появления тех или иных особей, то мы получим совершенно симметрическую кривую, равномерно спадающую от срединного «горба» к своим крайним пределам. Вот пример такого «идеального» (вычисленного) распределения особей при изменчивости по какому-нибудь признаку в пределах от 1 до 100:

Размеры	0-1	1-10	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	80-90	90-100	Общее число—
Число особей.	—	1	6	15	30	50	30	15	6	1	—	154

Кривая, соответствующая этому идеальному ряду, изображена на рисунке 9. Такая кривая носит название нормальной кривой.

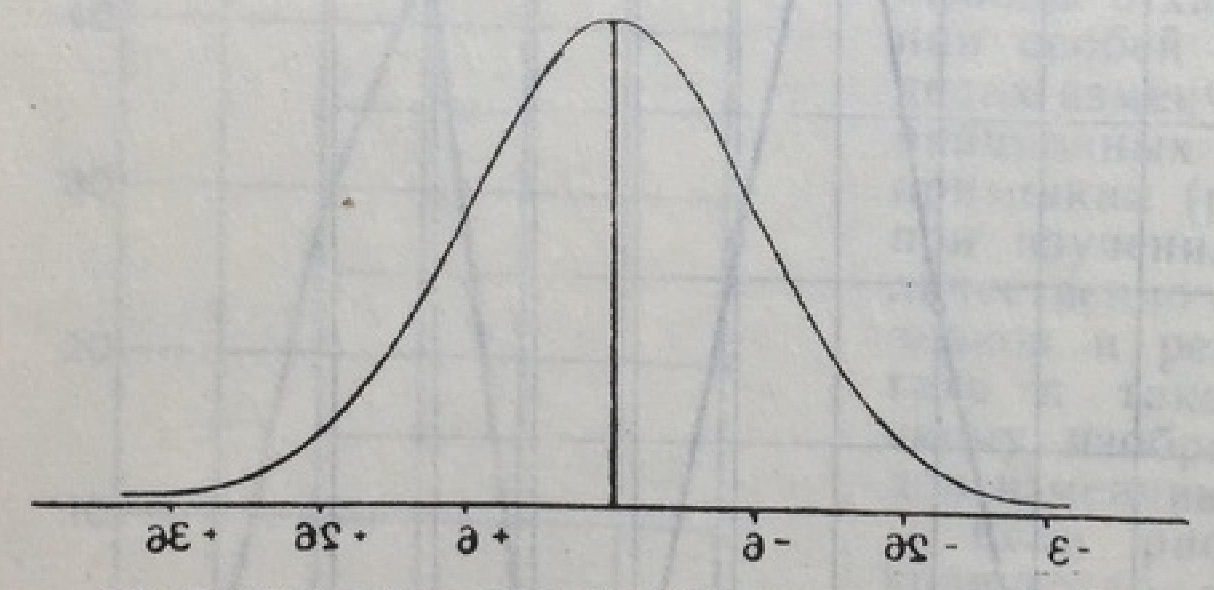


Рис. 9. Нормальная (идеальная) вариационная кривая. (Из Иоганнсена).

Рассмотрение идеальной вариационной кривой показывает, что ее можно разбить как бы на две части: выпуклый участок — «горб» и затем две спадающих части, являющихся вогнутыми участками. Половина расстояния от точки кривой, в которой выпуклость переходит в вогнутый участок одной (например правой) стороны до соответствующей точки с другой (левой) стороны служит мерилом изменчивости данного ряда, характеризующим распределение особей в вариационном ряду. Половина этого расстояния является квадратическим уклонением—σ, о котором мы говорили выше.

На практике мы встречаемся с кривыми, в большей или меньшей степени приближающимися к такой идеальной кривой. Сравните для примера рисунки 6, 7 и 8 с рисунком нормальной кри-

вой (рис. 9). Но следует всегда иметь в виду, что нормальная кривая представляет собою идеальное выражение закона Кетлэ, т. е. закона, управляющего явлениями индивидуальной изменчивости.

ГРУППОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

После общего ознакомления с индивидуальной изменчивостью и с законом, ею управляющим, естественно возникает вопрос: в чем же состоит явление групповой изменчивости и какие закономерности можно обнаружить при ее изучении?

Групповая изменчивость, т. е. наличие тех или иных различий, свойственных большим или меньшим группам животных, может быть легко изучена на собаках благодаря наличию большого количества пород.[1] Если мы будем изучать и сравнивать друг с другом целый ряд внешних и внутренних признаков, характеризующих породы собак, то мы столкнемся с удивительным явлением. Среди самых различных пород мы сможем обнаружить одинаковые проявления одного и того же свойства. Так например среди немецких овчарок мы постоянно встречаем собак по окраске серых, черных, черных с подпалами; среди лаек—серых, черных, черных с подпалами, рыжих, пятнистых и белых; среди доберман-пинчеров — черных, кофейных, голубых, редко изабелла; среди борзых—черных, голубых, рыжих, пятнистых, белых; среди догов—черных, голубых, рыжих (изабелла), пятнистых; среди таксов—черных, черных с подпалами, кофейных, рыжих и т. д.

Вообще говоря, в самых различных породах мы встречаемся с целым рядом групп, проявляющих одинаковые признаки; мы наблюдаем таким образом как бы параллельные, тождественные, или, как говорят, гомологичные (сходные), ряды групповой изменчивости,проходящие сквозь все породы собак.

Такие же параллельные ряды мы можем обнаружить и на целом ряде других признаков. Так среди различных пород мы сможем найти формы шерсти: длинную—короткую, жесткую—волнистую; мы встречаем уши: стоячие, висячие, полувисячие; хвост: прямой, серповидный, кольцеобразный, крючковатый к концу, свернутый колечком и т. д.

Такого рода параллелизм в развитии целого ряда признаков среди разных пород представляет собою настолько распространенное явление, что если мы наблюдаем какие-нибудь признаки, встречающиеся среди целого ряда пород собак и отсутствующие в какой-нибудь одной породе, то это позволяет нам предвидеть возможность появления этого признака и в этой последней породе.

Все эти данные, полученные на большом количестве самых различных видов животных и растений, позволили установить закон групповой изменчивости, открытый советским ученым Н. И. Вавиловым в 1920 г. Закон этот получил название закона

[1] Следует однако подчеркнуть, что сам факт существования большого количества пород среди собак объясняется не только биологическими особенностями собаки (изменчивость, плаксивость), но и тем воздейсвтием на нее человека (искусственный отбор), который производился в течении многих веков при хозяйственном использовании собаки как домашнего животного.

гомологичных рядов Вавилова, давшего такую его формулировку:

Таблица 2

	Лайки	Легавые	Шпицеобразные	Борзые	Овчарки	Сенбернары	Волк	Шакал
1. Надглазничные отростки:								
горизонтальные	+	+	+	+	+	+	+	+
спадающие	+	+	+	+	+	+	+	+
с выемкой	+	+	+	+	+	+	+	+
гладкие	+	+	+	+	+	+	+	+
2. Форма лба:								
вогнутый	+	+	+	+	+	+	+	+
плоский лоб	+	+	+	+	+	+	+	+
выпуклый	+	+	—	—	?	+	+	+
3. Длина морды:								
морда длинная (свыше 50)	—	—	+	+	+	—	+	—
средняя (45—50)	+	+	+	+	—	+	+	+
короткая (40—45)	—	+	+	—	—	+	—	—
мопсовидная (ниже 40)	—	+	+	—	—	—	—	—
5) Ширина лба:								
широкий (свыше 33)	+	+	+	—	+	+	+	+
средний (28—33)	+	+	+	+	+	+	+	+
узкий (ниже 28)	+	+	+	+	+	—	+	+
5. Высота черепа:								
плоский (ниже 25)	—	—	—	+	—	—	+	—
низкий (25—30)	+	+	—	+	+	+	+	—
средний (30—33)	+	+	+	—	+	+	—	+
высокий (свыше 33)	+	—	+	—	—	+	—	+
6. Сагиттальный гребень:								
отсутствует	+	+	+	—	—	—	—	+
слабый (меньше 8)	+	+	+	+	—	—	—	+
средний (8—11)	+	+	—	+	+	+	+	+
сильный (больше 11)	—	+	—	+	+	+	+	—
7. Величина черепа:								
огромный (свыше 230)	—	+	—	+	+	+	+	—
большой (200—230)	—	+	—	+	+	+	+	—
средний (160—200)	+	+	—	+	+	—	+	+
малый (100—160)	+	+	+	—	—		+	
карликовый (меньше 100)	—	+	+	—	—	—	—	—

«Виды и роды, генетически близкие между собою, харктеризуются тождественными рядами наследственной изменчивости с такою правильностью, что, зная ряд форм для одного вида, можно предвидеть нахождение тождественных форм у других видов и родов».

В недавнее время С. Н. Боголюбский (1928) исследовал применимость закона Вавилова к строению черепа у собак. Выше (стр. 20) я привожу извлечение из таблицы гомологичных признаков черепа собак, являющейся результатом его работы.

В этой таблице плюсом отмечены признаки, встречающиеся у собак данной группы, минусом же—невстреченные или недостоверные признаки.

В связи с этой таблицей интересно здесь же упомянуть о параллельном проявлении бульдогообразности черепа не только среди собак, но и среди других видов животных. Так этот тип строения черепа был найден у собак, лисицы, рогатого скота, коз, овец, свиней и в умеренной форме даже у человека.

Интересные данные по групповой изменчивости числа зубов (зубная формула) у собак можно отметить, сопоставив данные разных исследователей зубов у собак. Сопоставив данные Бленвилля, Сент-Илера, Филеля, Корневен и Лесбра, мы получаем такую таблицу:

Таблица 3

Порода	Общее число коренных зубов	Верхняя челюсть, Коренные зубы					Нижняя челюсть, Коерные зубы				
Дог	16, 18, 20, 22, 24	4—4	5—5	—	—	—	4—4	5—5	6—6	7—7	—
Борзая . . .	27, 30	—	—	6—6	7—7	—	—	—	—	8—7	8—8
Шпиц . . .	20, 22	—	5—5	6—6	—	—	—	5—5	—	—	—

Очень ясное выражение закона Вавилова можно видеть при исследовании различных типов окраски у собак. Гомологичные ряды окрасок у собак дает нижеследующая таблица [1] (стр. 22).

Итак мы видим, что закон Вавилова может быть обнаружен как при изучении внешних признаков собак (окраска, расцветка и т. п.), так и анатомических признаков (зубная формула, строение черепа и т. п.). Закон Вавилова таким образом является важным законом групповой изменчивости и наряду с законом Кетле должен быть всегда на учете при изучении изменчивости как состояния.

[1] По материалам научно-исследовательской кюнологической лаборатории Центральной школы в/с РККА.

Окраска	Породы							
	Немецкая овчарка	Доберман пинчер	Ротвайлер	Лайка	Дог	Такса	Борзая	Пойнтер
Волчье-серая	+			+			+	
Черная	+	+	+	+	+	+	+	+
Кофейная		+	+	+		+	+	+
Голубая		+		+	+		+	
Рыжая и красная	+	+		+	+	+	+	+
Белая	+			+			+	
Расцветка:								
С белыми пятнами	+	+	+	+	+	+	+	+
Тигровая					+	+	+	
Черная с подпалами	+	+	+	+				
Чалая				+	+	+		+

ГЛАВА III

ДИНАМИКА ИЗМЕНЧИВОСТИ

И закон Кетлэ и закон Вавилова позволили нам обобщить чрезвычайно важные факты из области изменчивости собак. Не следует однако забывать, что оба эти закона ограничивались только анализом закономерностей статического порядка, т. е. анализом изменчивости как состояния или изменчивости в неподвижном виде. Изучение изменчивости как процесса, или динамика изменчивости, сводится к исследованию тех причин, которые ответственны за образование индивидуальной и групповой изменчивости.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ, ВЫЗЫВАЕМАЯ ПРЯМЫМ ВЛИЯНИЕМ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

а) **Общее понятие о модификации.** Специальные исследования (а атkже и повседненые житейские наблюдения) совершенно ясно доказали, что в развитии и изменчивости различных признаков животного вообще, а собаки в частности, имеют прежде всего большое значение условия внешней среды, при которых происходят развитие и жизнь собаки.

Следует иметь в виду прежде всего, что живой организм немыслим без окружаюшей его внешней среды он может существовать и правильно функционировать только при определенных условиях внешней среды, которые называются границами жизни. Живое существо может жить только при наличии воздуха, определенного атмосферного давления, при наличии определенного количества кислорода в воздухе и т. д. Предел существованию

кладется слишком высокой температурой внешней среды, так же как и слишком низкой: при температуре в 50—56° выше нуля живое вещество (белок) большинства живых существ свертывается, и жизнь неизбежно прекращается. Наконец для поддержания своего существования живые организмы нуждаются в пище и т. д.

Всякое отклонение от средних условий внешней среды в ту или другую сторону является причиной, вызывающей большее или меньшее изменение в течении жизненных явлений. Видоизменения признаков отдельных особей под влиянием внешней среды называются модификациями. Можно привести большое количество примеров воздействия различных условий внешней среды на внешние формы существ.

Так например, свет оказывает большое влияние на внешние формы. В водоемах темных подземных пещер живет земноводное животное так называемый протей. Обычный, нормальный протей лишен глаз, а накожные покровы его бледны, лишены какой-нибудь окраски. Если воспитывать такого протея в аквариумах на ярком свету, у него развиваются глаза, а кожа становится темного цвета.

Интересный случай модификаций под влиянием световых раздражений был изучен на другом земноводном животном, так называемой пятнистой саламандре, несколько напоминающей по своим внешним формам наших тритонов. Саламандры обладают яркой пятнистостью кожи: спина и брюхо покрыты многочисленными желтыми пятнами, неправильно расположенными на черном основном фоне. Специальными опытами было установлено, что относительное число и величина черных и желтых пятен могут быть видоизменены при перемещении молодых саламандр в ящики с почвами разного цвета: при воспитании саламандр на черной садовой земле наблюдается постепенное уменьшение величины и количества желтых пятен за счет увеличения площади черных пятен; при воспитании на желтой глинистой почве число и величина желтых пятен увеличиваются.

Температура, в которой находятся живые существа, является одним из факторов, вызывающих модификации. Так под влиянием повышенной температуры величина глаза у плодовых мушек уменьшается; у особого сотрта бескрылых от рождения мух под влиянием высокой температуры могут даже вырасти крылья. У рыб число лучей в спинном плавнике под влиянием повышенной температуры увеличивается.

Одной из очень интересных модификаций под влиянием температуры является изменение окраски. Если взять кролика горностаевой породы, удалить у него его белые волосы и подвергнуть воздействию низкой температуры, то взамен белых волос вырастут черные. Действуя на этого кролика то низкой, то высокой температурой, можно по желанию получать или чисто черные или чисто-белые пятна.

Большое количество модификаций может быть получено у животных под влиянием разной пищи. Уже количество пищи сказывается на внешних формах и величине животного. Общеизветсно значительное увеличение свиней в весе при откармливании. В приводимом Джонсом опыте два бычка одного помета

получали различные количества пищи: один систематически голодал, другой получал большое количество пищи; в результате в возрасте 2 лет первый бычок был в $4^1/_2$ раза тяжелее второго: живой вес первого был 655,2 *кг*, второго — 147,4 *кг*. Если кормить цыплят мясом, получается целый ряд своеобразных изменений формы клюва, формы желудка и т. д. Если подбавлять в пищу канарейкам кайенского перцу, птицы эти становятся красно-оранжевого цвета, при прибавлении кармина становятся белыми, а при прибавлении корней некоторых растений — фиолетовыми.

Очень большое колчисетво модификаций получается при изменении химических условий внешней среды. Из большого количества данных возьмем только два примера. Изменяя степень солености воды, можно получить изменение количества позвонков в позвоночном столбе некоторых рыб. Под влиянием изменения солености и щелочности воды некоторые рачки настолько сильно видоизменяются, что становятся совершенно не похожими на своих предков, приближаясь по форме к рачкам совсем другого вида.

Изложенных примеров совершенно достаточно для того, чтобы показать, какое большое влияние оказывает внешняя среда на развитие признаков живых существ.

б) **Модификации признаков собаки.** Собака не представляет исключения, и у нее также можно легко наблюдать модификации, т. е. изменения особей под влиянием внещней среды.

Каждый, кто хотя бы немного имел дело с собаками, хорошо знает, какие значительные изменения происходят в тех случаях, когда развивающийся щенок был лишен достаточного выгула для движений или недостаточно питался, или получал неправильный пищевой рацион. Все эти изменения представляют собой примеры модификаций. Целый ряд модификационных изменений получается также в случае перевоза собаки из страны с одними климатическими условиями в местность с другими климатическими условиями.

К сожалению, в настоящее время известно очень мало точных, строго проверенных данных. Большинство же старых данных, в том числе и сообщаемые Дарвином, малодостоверны и требуют тщательной проверки. Ввиду из некоторого интереса мы приводим все-таки их с указанными оговорками и не ручаясь за точность.

Дарвин сообщил ряд данных об собак изменениях при перевозке их из Англии в Индию. Так например, щенки английских бульдогов, перевезенные в Индию, при воспитании в новом месте не развивают столь выдающейся нижней челюсти, как их родители: морда бульдогов становится тоньше и все тело — легче.

Таксы при воспитании в Индии также сильно отличаются от своих предков, разводимых в Англии: они обладают более сжатыми ноздрями, более остроконечной мордой, меньшим ростом и более худощавыми членами, чем их предки.

Сеттеры настолько подвергаются модификационным изменениям нового климата, что во времена Дарвина никогда не удавалось получить хотя бы одного сеттера, похожего на родителей по внешним формам и размерам: ноздри были стянуты, рыло острее, рост меньше, конечности суше и тоньше.

Английские гончие, английские борзые и пойнтеры в короткий срок (через 1—2 поколения) теряют свои типичные формы, характеризующие стандартные экземпляры.

Наблюдения, сделанные над собаками, перевезенными из Европы, в другие страны, дают нам ткже целый ряд модификаций.

Охотничьи собаки, перевезенные в Гвинею, сильно меняют свои внешние формы: уши у них удлиняются и иногда даже становятся торчащими в стороны.

Известны изменения шерстного покрова, наблюдающиеся у собак при перевозе их из одного климата в другой. К сожалению, приходится отметить, что далеко не все из сообщаемых сведений обладают достаточной доказательностью ввиду давности и неточности сделанных наблюдений; поэтому следует с большой осторожностью относиться к этим данным.

Немецкий ученый Келлер сообщает, что длинношерстные гималайские (тибетские) доги теряют свою длинную шерсть и становятся короткошерстными при перевозе из холодной области Гималаев в теплый климат Индии. То же самое якобы наблюдается при перевозе тибетских догов в Кашмир.

Наоборот собаки, привезенные в более суровый климат, например в Памир, покрываются густой пушистой шерстью.

Ясные изменения можно обнаружить на доберман-пинчерах, вывезенных из Германии в СССР. В государственных питомниках Смоленска, Тифлиса и Ленинграда можно было видеть, что у доберман-пинчеров, содержимых на воле, шерсть становится более густой и часто образуется заново густой подшерсток. Как известно, у типичных доберман-пинчеров шерсть короткая, редкая, так что она позволяет отчетливо выступать всем выпуклостям мускулатуры собаки и собака имеет «вылитые формы»; подшерсток при этом слабо развит и иногда почти совсем отсутствует. Интересно отметить, что образование густого подшерстка происходит только у некоторых из особей, в то время как прочие собаки, находящиеся в тех же условиях, что и первые, остаются почти без изменений.

Сходные факты наблюдались в прошлом на ирландских сеттерах (рис. 10), ввозимых в Россию. Ирландские сеттеры на своей родине в XIX веке были далеко не такими длинношерстными и госутоволосыми, какими мы привыкли видеть их теперь на наших выставках. При перевозе в Россию (в связи с более суровым климатом и может быть худшими условиями ухода за шерстью?) отдельные особи в короткий срок становились более густошерстными (более густопсовыми). Доказательность этих данных увеличивается тем, что Сабанеев (1896) сообщил данные о шерсти одних и тех же особей как до привоза и в момент привоза, так и спустя несколько лет.

Таким образом мы видим, что собаки обладают способностью сильно видоизменять свои внешние формы под влиянием внешних условий. Наблюдения показали, что наряду с такими изменениями, собаки обнаруживают также целый ряд изменений и своей жизнедеятельности.

Ряд не вполне доказательных наблюдений можно найти в старых работах и в частности у Дарвина.

Так например английские бульдоги, которые при первом приезде в Индию были свирепы и настолько храбры, что решилась хватать даже слона за хобот, теряют часть своей силы, свирепость и ловкость их уменьшаются.

Психические способности гончих, борзых и пойнтеров при переезде в Индию значительно ухудшаются.

Собаки, перевезенные на берег Гвинеи, часто разучаются лаять, и потомки их (в третьем — четвертом поколении) не лают, а воют. Следует отметить однако, что в последнем случае, собственно говоря, мы можем иметь дело и не с чистой модификацией, так

как в результате подражания вой может переходить в лай и наоборот. Так например несколько гиляцких лаек, не умевших лаять, будучи привезены в Центральную школу собаководства РККА, в короткий срок научились лаять. Точно так же легко научаются лаять и волки. Б. Лебедев сообщил мне, что, по его наблюдениям, один волк научился лаять в течение одной недели.



Рис. 10. Ирландский сеттер.
(Из Базилля, 1925).

Изменения процессов жизнедеятельности собаки, происходящие под влиянием новых внешних условий, иногда настолько значительны и серьезны, что собаки теряют способность жить в данных климатических условиях и в короткий срок гибнут. В этом случае мы имеем дело с крайней неподатливостью живого организма.

Так например во времена Дарвина никому не удалось удержать в живых ньюфаундлендов в Индии и на мысе Доброй Надежды в Африке; по данным Дарвина, тибетский бульдог, живущий в горах, быстро погибает в индийских равнинах. Английские блюд-гаунды (кровяные собаки) и английские бульдоги повидимому не могут жить в холодных лесах Северной Европы.

Эти последние факты показывают, что не все собаки в равной мере легко поддаются воздействию внешней среды, видоизменяя как свои внешние формы, так и процессы жизнедеятельности. Такие породы, как сеттеры, бульдоги и т. д. представляют собою пример так называемых пластических (т. е. легко изменяющихся под влиянием среды) форм в противоположность непластическим формам.

Пластическими формами мы называем животных, легко обнаруживающих морфологические и физиологические изменения под влиянием факторов внешней среды (температура, свет, климат в целом и т. д.).

Непластическими формами мы называем животных, трудно поддающихся или совсем не поддающихся изменениям под влиянием внешней среды.

Таким образом разные породы обладают различной степенью пластичности по отношению к внешней среде. Кроме того, если мы будем изучать разных собак, принадлежащих к одной и той же породе, то увидим, что и среди них мы встретим неодинаковую податливость по отношению к внешней среде. Так например приведенные выше наблюдения над доберман-пинчерами, перевезенными из Германии в СССР, показывают нам, что отдельные особи этой породы обладают разной степенью пластичности: так одни их этих собак сравнительно легко образуют более густой шерстный покров и подшерсток, другие же особи, находящиеся в тех же условиях, что и первые, оказываются в этом отношении почти совсем не пластичными.

Если собаки легко изменяют какие-нибудь свои признаки, то из этого не следует, что изменения под влиянием внешней среды обязательно касаются всех особенностей данного организма.

Так например, по данным Дарвина физиологические процессы английских собак из породы спаньэлей очень легко видоизменяются при переезде этих собак в Индию, в результате чего они отлично себя чувствуют и легко размножаются на новом месте в противоположность ньюфаундлендам (см. выше). Следовательно в этом отношении спаньэли являются пластичными, в то время как ньюфаундленды совершенно неподатливы. Тем не менее в отношении своих внешних форм они оказываются чрезвычайно устойчивыми. Даже в течении 8—9 поколений спаньэли в Индии по своим внешним формам остаются точно такими же, как и их предки; в этом отношении они проявляют резко выраженную непластичность.

Таким образом собаки могут быть пластичными в одних своих свойствах и признаках и непластичными по другим признакам.

Наблюдения над английскими бульдогами показывают нам, что такого рода непластичность по тем или иным признакам может наблюдаться лишь в определенных условиях внешней среды, в то время как в других условиях эта непластичность может отсутствовать и заменяться пластичностью.

Мы видели, что английские бульдоги под влиянием индийского климата подвергаются целому ряду изменений как в физиологических признаках, так и признаках внешней формы. Однако те же самые бульдоги в лесах Северной Европы неспособны так изменить свои физиологические процессы, чтобы иметь возможность там существовать.

Следовательно, под влиянием различных внешних условий организм собаки может изменяться в разной степени и различным образом.

Мы можем притти к следующим выводам:

1. Разные породы с различной легкостью поддаются изменениям под влиянием одних и тех же условий внешней среды.

2. Отдельные особи одной и той же породы могут обладать разной степенью пластичности (доберман-пинчеры).

3. Собака по одним признакам может быть пластичной, по другим — непластичной.

4. Степень видоизменения под влиянием внешней среды, может быть различна.

5. Под влиянием разных климатических условий одна и та же порода может давать совершенно различные изменения (английские бульдоги).

Итак изучение модификаций у собаки совершенно ясно показывает, что в изменчивости различных признаков собаки имеют большое значение внешние условия, при которых происходят развитие и жизнь собаки. Главнейшей причиной, вызывающей индивидуальную изменчивость собак, является непосредственное влияние внешней среды, обусловливающее появление модификаций.

Но спрашивается: исчерпываются ли этим все причины, вызывающие изменчивость собак; Можно ли сказать, что вся изменчивость сводится к модификациям?

Даже одно поверхностное наблюдение и размышление показывает, что это не так.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВЫЗЫВАЕМАЯ НАСЛЕДСТВЕННЫМИ РАЗЛИЧИЯМИ.

Мы уже знаем, что одни породы являются более пластичными, другие — менее пластичными; больше того: разные особи из одной породы в разной мере поддаются видоизменяющему воздействию внешней среды. Можно ли полагать, что эта разной степени пластичность является модификацией? Конечно нет. Здесь мы сталкиваемся с другой группой причин, вызывающих изменчивость. Различия в пластичности щенка одной породы и щенка другой породы безусловно обусловливаются различием их происхождения, различием тех задатков, которые они получили по наследству.

Одним непосредственным воздействием внешних условий на развивающихся щенков не обусловливается все разнообразие форм домашних собак. Мы сталкиваемся постоянно с другой группой причин — с наследственностью, т. е. с совокупностью тех внутренних задатков, которые получил щенок по наследству от своих родителей. Взять хотя бы все разобранные нами выше случаи модификации у собак. Как бы сильны ни были видоизменения внешних форм у бульдогов, таксов, сеттеров и т. д., но все-таки несмотря на все это бульдог остается бульдогом, сеттер—сеттером и т. д. Непосредственное влияние внешних факторов обычно является причиной индивидуальной изменчивости (модификации); но одновременное существование различных типов собак, т. е. один из случаев групповой изменчивости, обусловливается уже не явлением модификаций, а наличием наследственных особенностей, отличающих пластичных собак от непластичных, сеттеров от бульдогов, овчарок от догов и т. д.

В развитии организмов, кроме внешних факторов, очень большое значение имеют внутренние задатки, унаследованные от родителей. Таким образом изучение динамики изменчивости должно привести нас к исследованию двух групп причин, обусловливающих изменчивость:

1) внешние факторы, обусловливающие модификации, и

2) внутренние факторы—наследственные задатки,— обусловливающие существование так называемых прирожденных, т. е. наследственных признаков.

Явление модификаций лежит в основе индивидуальной изменчивости, наследственность же обусловливает существование групповой изменчивости.

Изменчивость, связанная с наследственными различиями, может быть вызвана двумя группами явлений. Во-первых, мы встречаемся с изменчивостью в том или ином признаке как результат перекомбинаций и проявления наследственных особенностей среди потомков от родителей, имеющих «смешанное» наследственное строение; в простейшем случае это происходит при различных видах скрещивания разнородных производителей. Во-вторых, в редких случаях мы можем наблюдать внезапные изменения наследственных особенностей данного индивида, происходящие заведомо без участия скрещивания и являющиеся результатом своеобразного скачкообразного процесса называемого мутацией.

Изменчивость, вызываемая скрещиванием, особенно ясно может наблюдаться при изучении наследования количественных различий в проявлении признака (см. ниже ч. II гл. 2). Так например помеси от скрещивания крупных и мелких животных нередко обнаруживают в потомстве очень большую изменчивость, причем среди детей наблюдаются колебания от самых крупных через промежуточные состояния до мелких. Точно так же нередко при скрещивании, в потомстве наблюдается большое разнообразие и в окраске, форме и т, д; таким образом иногда проявляются так называемые новообразования при помощи скрещивания (см. ниже, ч. II гл. 3). Так как подобное возрастание изменчивости при скрещивании является результатом новых колебаний разных наследственных задатков, имевшихся у родителей, то и сами эти состояния признаков у различных особей при скрещивании обычно называют комбинациями.

Изменчивость, вызываемая образованием и проявлением новых мутаций, принадлежит к числу явлений, более трудно и более редко обнаруживаемых, чем комбинационная изменчивость. При тщательном наблюдении какой-нибудь вполне «чистой» группы животных из поколения в поколение иногда вдруг обнаруживается внезапное, как бы скачкообразное появление индивидов, более или менее резко отличающихся от остальных особей и являющихся сразу неизменными (константными) в наследовании своих признаков; повлечение таких мутаций заведомо не связано со скрещиванием и перекомбинацией наследственных задатков.

Таким образом путем мутации возникли внезапно две новых породы овец: анконовских с короткими, кривыми ногами и изогнутой спиной, появление которых относится к 1791 г., и мошановских с очень длинной и шелковистой шерстью, появление которых относится к 1828 г. Обе эти породы появились каждая от одного ягненка, родившегося сразу со всеми своими особенностями от обычной овцы.

Не следует однако думать что в результате мутации всегда

возникают новые особи, резко и значительно отличающиеся от исходных форм. Помимо таких «скачкообразных» мутаций наблюдаются и так называемые ступенчатые мутации, при которых вновь появляющиеся формы связаны рядом переходов с исходной формой.

Недавние опыты американского ученого Меллера (1926) над плодовой мушкой дрозофила показали что количество мутаций можно значительно увеличить при помощи воздействия рентгеновских лучей. Такое же ускорение мутационного процесса и вместе с тем увеличение числа мутаций были получены Гагером и Блеком (1928) при помощи воздействия лучами радия.

Когда нам удастся вполне овладеть процессом образования новых мутаций и научиться управлять ими, тогда человечество получит в руки новое мощное средство использования животных и растений для своих потребностей.

Ввиду особой важности изучения явлений наследственности мы познакомимся с ними значительно большем объеме, нежели с изменчивостью, к каковой задаче и приступим в следующей части

ЧАСТЬ II

ОБЩИЕ ЗАКОНЫ НАСЛЕДОВАНИЯ В ПРИМЕНЕНИИ К СОБАКЕ

ГЛАВА IV

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ МЕНДЕЛЯ (НАСЛЕДОВАНИЕ КАЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ)

Моногибридное скрещивание. Чтобы хорошо уяснить себе законы, согласно которым передаются по наследству различные признаки, само сабою понятно, нужно разобрать простейшие случаи наследования, например изучить передачу по наследству каких-либо хорошо распознаваемых качественных признаков. С этой целью спаривают двух особей, различающихся между собою лишь по какому-нибудь одному ясно заметному признаку, например по цвету, шерсти и т. д., но сходных по всем остальным признакам. Изучая проявление данного признака в нескольких последующих поколениях потомства на большом статистическом материале, можно установить законы, согласно которым наследуется изучаемый признак. Впервые законы наследственности были открыты на растениях австрийским ученым Грегором Менделем в 1865 г. В течении 35 лет эти замечательные открытия оставались неизвестными широким кругам ученых, и лишь в 1900 г. законы эти были вновь открыты одновременно тремя учеными: Де-Фризом, Чермаком и Корренсом. С этого года и началось быстрое развитие науки о наследственности и изменчивости, называемой ныне генетикой.

Изучение наследственности у собак, так же как и у других животных, должно начинаться с разбора простейших случаев спаривания собак, различающихся лишь по одному признаку.

Предположим, что мы спариваем двух чистокровных собак, относящихся к одной и той же породе, совершенно сходных между собою, за исключением цвета шерсти: одна из них — кофейного (коричневого) цвета, другая — черного цвета (А. Ланг, Л. Пляте и Н. Ильин). Опыт показывает, что при условии полной «чистоты» собак раждающееся при этом потомство по своей окраске является совершенно одноформенным и притом все особи имеют черную окраску, совершенно сходную с окраской одного из родителей (рис. 11). Получающиеся при таком разнородном скрещивании потомки называются помесями, или гибридами.

Среди этих гибридов коричневая окраска совершенно не проявляется, она как бы подавлена черной окраской, почему эту последнюю и называют доминирующей (преобладающей) над коричневой, или просто — доминантной, а коричневую окраску называют рецессивной (отсутствующей) по отношению к черной окраске.

Это явление — однородность гибридов первого поколения по своим внешним признакам — является настолько неизменным при скрещивании вполне «чистых» производителей, что получило название закона единообразия первого поколения гибридов, или первого закона Менделя. Этот закон может быть сформулирован таким образом:

Первое поколение гибридов (помесей), получающееся при скрещивании «чистых» производителей, обладает одинаковыми признаками.

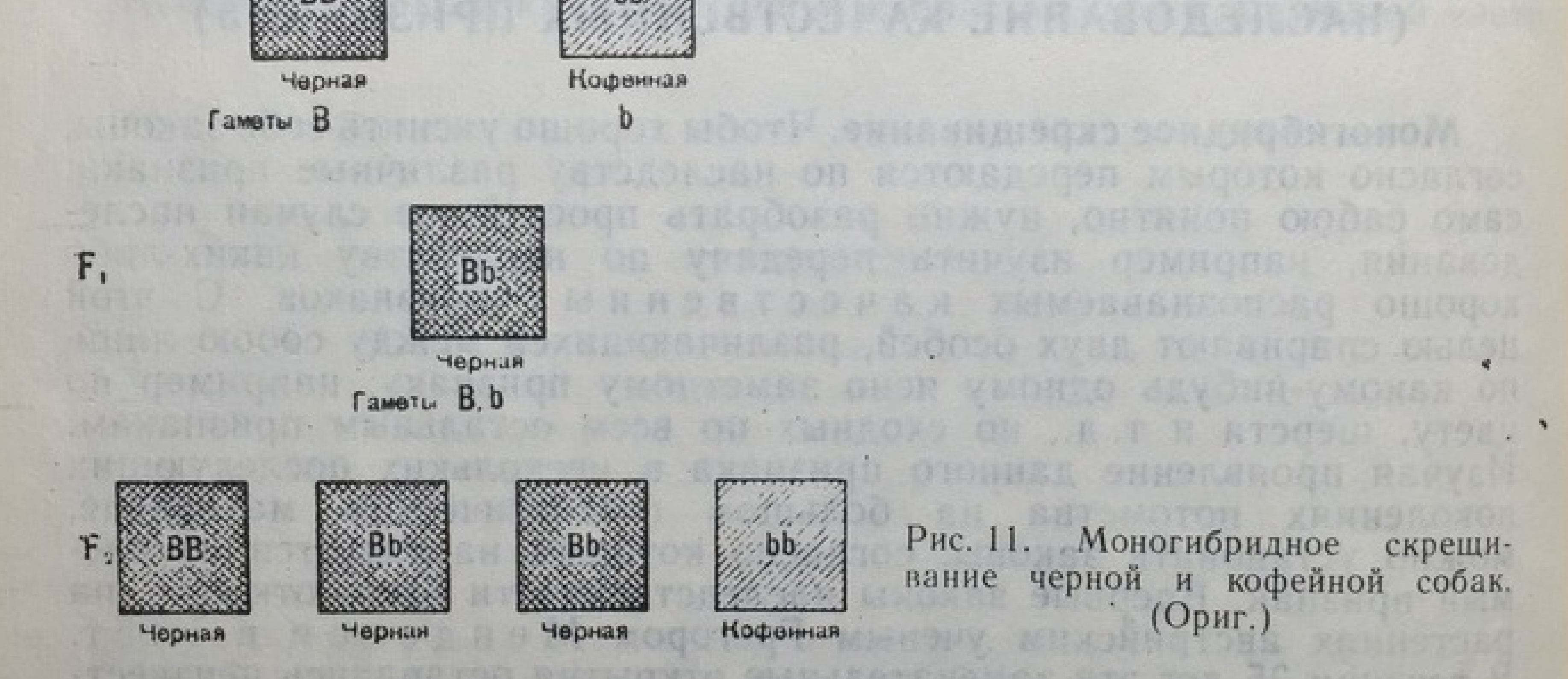


Рис. 11. Моногибридное скрещивание черной и кофейной собак. (Ориг.)

В разбираемом нами случае все гибриды первого поколения проявляли признаки одного из родителей, но это бывает не всегда так. Не менее часты случаи, когда гибриды первого поколения обладают признаками, промежуточными между признаками отца и матери: так например гибриды от скрещивания собак со стоячими ушами с собаками с висячими ушами обычно обладают ушами промежуточного типа. т. е. полувисячими.

Тот факт, с которым мы встречаемся при скрещивании черной и кофейной собак, является примером так называемого правила доминирования, которое является частым случаем закона единообразия. Согласно правилу доминирования, некоторые (вполне определенные) признаки обязательно проявляются неизменными у гибридов первого поколения, развиваясь так же точно и становясь такими же, какими они были у одного из «чистых» производителей.

Выяснить, какой признак является доминантным и какой рецессивным, можно только путем опыта скрещивания собак соответствующих форм, различающихся по определенному признаку.

Заранее, до постановки опыта, мы лишены возможности установить доминантность того или иного признака. Но когда установлены доминантность и рецессивность данных признаков у данных пород, можно быть уверенным, что наследование этих признаков в одних и тех же условиях будет происходить всегда одинаково.

Таким образом среди наших гибридов первого поколения кофейный цвет совершенно не проявляется. Не следует однако думать, что при таком скрещивании в потомстве окончательно исчезает способность образовывать кофейный цвет. Если мы скрестим между собой первое поколение наших гибридов, (т. е. брата с сестрой) то увидим, что в их потомстве кроме черных будут появляться и кофейные, и притом появляться в строго закономерном количестве: 75% черных собак и 25% кофейных, т. е. в среднем на каждые три черных собаки будет приходиться одна кофейная собака. Происходит, как говорят, расщепление на черных и кофейных в отношении 3:1.

Обязательность расщепления во втором поколении помесей носит всеобщий характер, и потому эта закономерность получила название закона расщепления, или второго закона Менделя.

Согласно этому закону, второе поколение помесей состоит из особей, отличающихся друг от друга по своим признакам, т. е. второе поколение гибридов является разнородным в противоположность единообразному первому поколению помесей.

Чем же объясняется явление расщепления во втором поколении помесей? Очевидно, что черные собаки-гибриды первого поколения хотя и были подобны по своим внешним признакам (по окраске) одному из своих родителей, но по своим производительным свойствам сильно отличаются от него. Их черный, вполне «чистый», родитель при скрещивании с себе подобным дает щенков только черных, черные же собаки первого поколения при скрещивании с себе подобными приносят, кроме черных, и кофейных.

Следовательно, хотя между исходными «чистыми» черными собаками и их черными детьми—гибридами от черных с кофейными—и есть сходство по внешним признакам, но они резко различаются по своим наследственным способностям. В этом случае говорят, что эти собаки сходны по своему фенотипу, т. е. по проявлению развитых признаков во взрослом состоянии, но при всем том собаки эти резко различаются по своим наследственным, или, как говорят, генотипическим, свойствам.

Легко понять, что «чистые» черные собаки, которые при скрещивании с себе подобными (а также и с кофейными собаками) дают постоянно лишь черных щенков, обладают наследственными задатками черного цвета и лишены наследственных задатков кофейного цвета. Черные же собаки первого поколения, которые при скрещивании с себе подобными дают не только черных, но и кофейных, очевидно, несмотря на свой черный цвет, обладают в скрытом состоянии наследственным задатком способности давать кофейную окраску.

Для того чтобы лучше усвоить разбираемые вопросы, познакомимся с теми условными обозначениями признаков в виде формул, которые ныне применяются в генетике. Ученые условились обозначать буквами признаки, отличающие одного родителя от дру-

гого; при этом доминирующие признаки обозначаются большими буквами, а рецессивные по отношению к ним признаки — соответственными малыми. Выбрать ту или иную букву для обозначения признака является число условным делом, но, условившись раз, следует постоянно придерживаться условленных обозначений. Обозначим например собаку с наследственным признаком (и его задатком) черного цвета буквой *B* (начальная буква английского слова Black — черный) и собаку с наследственным признаком кофейного цвета буквою *b*. Тогда наше скрещивание может быть выражено следующей формулой:

$$B \times b$$

Если мы захотим обозначить пол наших производителей, то можем употреблять значки: — для обозначения самца (кобеля),   — для обозначения самки (суки). Обозначая пол наших собак, мы получим следующее:

$$♂B \times ♀b$$

Или (что совершенно одинаково):

$$♀B \times ♂b$$

Суть процесса оплодотворения сводится, как известно, к тому, что самец выбрасывает из своего тела мужские половые клетки, так называемые *сперматозоиды*, которые, попадая в тело самки, оплодотворяют женские половые клетки, так называемые *яйцеклетки* (яйца). И тот и другой вид половых клеток — мужские и женские, сперматозоиды и яйцеклетки — совокупно называются половыми клетками вообще, или *гаметами*.

При слиянии гамет самца и самки, т. е. яйцеклетки со сперматозоидом, получается зародыш, из которого и развивается взрослый организм.

Оплодотворенная яйцеклетка и развивающийся из нее взрослый организм называется *зиготой*. Следовательно и взятые нами производители — самец и самка — являются *зиготами*, каждая из которых отделяет свой сорт гамет.

Так как каждый организм (зигота) образуется только путем слияния двух гамет (одной — от отца, другой — от матери), то очевидно, что все *задатки наследственных особенностей живых существ передаются именно через гаметы*.

Спрашивается: Какие же наследственные задатки будут находиться в гаметах, при нашем скрешивании:

Ⓑ × ⓑ

В виду постоянного рождения лишь черных щенков от нашего вполне «чистого» черного производителя, его гаметы очевидно содержат наследственный задаток черного цвета, а гаметы кофейного производителя содержат наследственный задаток кофейного цвета. Вместо слова наследственный задаток черного цвета употребляют термин *наследственный фактор*, или *ген* черного цвета (от греческого слова geneo, что значит — рождаю, возбуждаю).

Будем условно изображать яйцеклетку в виде замкнутого круга с обозначениями внутри находящихся в ней генов, а сперматозоид — в виде круга с хвостиком.

Наше скрещивание получает при этом следующее обозначение:

$$♀B \times ♂b$$

отделяемые ими гаметы

$$(B) \quad (b)$$

При слиянии гамет получится оплодотворенная яйцеклетка, обозначение которой будет иметь у нас двойную черту, окружающую символы:

$$(B)(b)$$

зиготы

Короче эту зиготу можно обозначить:

$$Bb$$

Таким образом мы видим, что полученное нами потомство должно быть обозначено двумя буквами. Почему эти новые собаки обозначаются двумя буквами? Совершенно очевидно потому, что они имеют двойсвтенное происхождение: от слившихся яйцеклетки и сперматозоида.

Если это так, то не должны ли мы дать такое же двойное обозначение и нашим взятым исходным производителям? Безусловно — да. И ввиду того, что наша черная самка произошла от слияния двух гамет, каждая из которых обладала задатком (геном) черного цвета *B*, она должна получить обозначение *BB*, кофейный же самец должен получить обозначение *bb*. Таким образом наше скрещивание должно иметь следующий вид:

$$\frac{♀BB}{B} \times \frac{♂bb}{b}$$

$$(B) \quad (b)$$

Вышенаписанные формулы ясно показывают то обстоятельство, о котором мы уже вскользь упоминали, а именно: при всем сходстве по фенотипу черного исходного производителя и его таких же черных щенков они сильно отличаются по своим генотипическим наследственным свойствам. Тогда как мать-производительница получила от о б о и х своих родителей гены черного цвета (*BB*), ее щенки имеют кроме гена черного цвета еще и ген кофейного цвета в скрытом состоянии (*Bb*).

Такие зиготы, в которых содержатся два соответствующих одинаковых наследственных задатка—или оба доминантных (*BB*), или оба рецессивных (*bb*), называют г о м о з и г о т а м и.

Такие же зиготы, которые содержат один доминантный ген, а другой, ему соответствующий—рецессивный (*Bb*), называют г е т е р о з и г о т а м и.

Таким образом гибрид представляет собою гетерозиготу; взятые же нами в качестве исходных производителей должны быть

гомозиготами, что мы и обозначили вначале словами «вполне чстый».[1]

Для того, чтобы произвести расчет явлений во втором поколении гибридов, необходимо выяснить, какие гаметы будут отделяться гибридами первого поколения—черными собаками *Bb*.

Здесь можно было бы мыслить себе несколько возможностей: или предполагать, что гибриды первого поколения отделяют только один какой-нибудь сорт гамет или несколько сортов гамет; можно было бы также предполагать, что разные гены у гибрида смешиваются между собою или, наоборот, не смешиваются.

Грегор Мендель в 1865 г. прочно установил, что различные соответствующие гены (в нашем случае—гены черного и кофейного цветов) у гетерозигот не смешиваются между собою, не сливаются друг с другом — они сохраняются «чистыми» и каждый в отдельности попадает в гамету.

Таким образом наша гетерозигота *Bb* отделяет два сорта гамет: один сорт с геном *B*, другой сотр с геном *b*. Никаких других гамет, например гамет, в которых содержались бы оба гена — *B* и *b*, образоваться не может. Все гаметы остаются «чистыми» т. е. содержат только один из пары соответственных генов (один доминирующий над другим).

Это составляет содержание третьего закона Менделя, самого важного из всех основных законов наследственности — закона чистоты гамет: при образовании половых клеток в каждую гамету попадает только один из каждой пары соответствующих генов.

Какие же гены будут получены вторым поколением помесей, получающихся от скрещивания гетерозиготных черных собак *Bb* между собой?

Так как каждая гетерозиготная собака *Bb* отделяет по два сотра гамет (*B* и *b*):

$$\frac{♀\,Bb}{Ⓑ\ ⓑ} \times \frac{♂\,Bb}{Ⓑ\ ⓑ}$$

то очевидно, что тут мы будем иметь дело с 4 возможными комбинациями при учете генотипического состава получаемых щенков:

1) от самки будет получен ген *B*, от самца тоже ген *B*; щенок должен иметь формулу *BB*;

2) от самки получен ген *B*, от самца—ген *b*; щенок будет иметь формулу *Bb*;

3) от самки получен ген *b*, от самца—ген *B*; формула щенка должна быть *bB* (или, что является одним и тем де, *Bb*)и

4) от самки получен ген *b*, от самца—ген *b*; формула щенка—*bb*.

Какова частота появления каждой из этих четырех комбинаций? Очевидно, что эти четыре сочетания должны встречаться одинаково часто, т. е. на каждые 10 собак *BB* должны приходиться в среднем 10 собак *Bb*, 10 собак, *bB* и 10 собак *bb*.Выражая в процентах: каждая из этих четырех комбинаций должна встречаться в количестве 25.

[1] В зоотехнии термену «чистый» и «чистокровный» часто придается несколько иной более расплывчатый смысл.

Какой же внешний вид, какой фенотип будут иметь эти 4 комбинации?

Легко разобрать, что щенки *BB* (гомозиготные) и щенки *Bb* и *bB* (гетерозиготные) все будут черного цвета вследствие наличия у них доминантного гена черного цвета. Общее количество собак черного цвета следовательно будет: 25%+25%+25%=75%. Остальные щенки должны быть кофейными, число их будет равняться 25% от общего количества потомков. Иначе говоря, мы получаем расщепление в отношении 3:1, т. е. 3 доминантные на 1 рецессивный.

Все получаемые числа вполне согласуются с опытом, почему мы и имеем полное право утверждать о правильности написанных формул.

В науке является общепринятым обозначать различные поколения буквами. Так исходное родительское поколение обозначается буквой *P* — от латинского слова Parentes (родители), все последующие поколения обозначаются буквами *F* — от слова Filiale (сыновнее)—с прибавлением подстрочных цифр, обозначающих порядок поколения гибридов: первое поколение гибридов обозначается F_1, второе F_2, третье—F_3, четвертое—F_4 и т. д.

Если принять во внимание все вышесказанное, то наш простейший случай скрещивания в формулах примет такой вид:

$$P\ \frac{BB}{B} \times \frac{bb}{b};$$

$$F_1\ \frac{Bb}{B,b} \times \frac{Bb}{B,b};$$

$$F_2\ \frac{BB+2Bb+bb}{3B \qquad :1b}$$

Итак мы разобрали случай скрещивания гибридов первого поколения между собой или, вообще говоря, гетерозигота с гетерозиготой, т. е.:

$$Bb \times Bb$$

Но на приктике мы постоянно имеем дело и с любыми другими случаями скрещивания собак первого поколения; например скрещивание их с гомозиготами-доминантами (черными собаками):

$$Bb \times BB$$

Или же с гомозиготами-рецессивами (кофейными собаками):

$$Bb \times bb$$

Нетрудно видеть, что оба эти случая представляются собою не что иное как скрещивание гетерозигот *Bb* с собаками, имеющими генотипическую формулу одного из родителей *P*. Следовательно то же самое мы получаем при скрещивании гетерозиготы *Bb* обратно с одним из родителей. Поэтому-то такие скрещивания назы-

вают обратными скрещиваниями, причем такое название особенно удержалось за случаем скрещивания с рецессивным гомозиготой: $Bb \times bb$, которое нередко также называется обратным анализирующим скрещиванием.

Таким образом обратным скрещиванием в тесном смысле слова называют скрещивание гетерозиготы с гомозиготой-рецессивом.

Разберем сначала, какое потомство получается при таком скрещивании.

Гетерозиготный пес Bb, как уже нам известно, отделяет два сорта гамет: B и b. Гомозиготная рецессивная кофейная собака bb очевидно отделяет один сорт гамет: b. Следовательно в этом скрещивании возможны два сочетания гамет: $Bb+bb$, сходных с исходными формами, в равных количествах, т. е. в отношении 50% черных на 50% кофейных, или 1:1. Изобразим это в формулах:

$$F_1 \frac{Bb}{B,b} \times \frac{bb}{b};$$

$$F_2 \frac{Bb \times bb}{1 : 1}$$

Практическое удобство обратного скрещивания с рецессивной гомозиготой состоит в том, что при помощи его простым и быстрым способом возможно выяснить, сколько сортов гамет выделяет испытуемая особь (в нашем случае гетерозигота). Это удобство особенно ясно выступает в дальнейшем при разборе более сложных случаев.

Разбор скрещивания гетерозиготы с гомозиготой-доминантом не представит затруднений; и здесь получается два сорта потомков, но при условии полного доминированя они не различимы фенотипически, т. е. расщепления по фенотипу не происходит:

$$F_1 \frac{Bb}{B,b} \times \frac{BB}{B};$$

$$F_2 \quad BB+Bb$$

Разберем теперь, какое потомство F_3 должно быть у собак второго поколения в случае прямого скрещивания.

Как известно, в F_2 при прямом скрещивании мы имеем три генотипа собак: BB, Bb и bb.

Собаки типа BB, будучи разводимы путем спаривания с любыми собаками: BB или Bb или bb, очевидно могут давать только щенков черного цвета, так как каждый из потомков неизбежно получает от них доминантный ген черной окраски. Следовательно это собаки BB, наблюдающиеся в количестве 25% среди второго поколения, вполне тождественны своему «чистому» черному предку из первоначального скрещивания.

Собаки типа bb при скрещивании между собой очевидно могут давать только потомков кофейного цвета. Эти собаки вполне тождественны своему «чистому» кофейному предку из первоначального скрещивания.

Собаки типа Bb при скрещивании между собой будут вести себя вполне подобно тому, что наблюдалось при скрещивании гетерозигот первого поколения, т. е. в потомстве их будет происходить расщепление: 3 черных : 1 кофейный. Следовательно 50% собак второго поколения будут вполне сходны с гибридами первого поколения. Скрещивания собак Bb с собаками BB и bb разобраны выше.

Расчет потомтсва, получаемого от скрещивания F_3 между собой, ведется точно таким же образом и потому не может представить затруднений (рекомендуется проделать это самому читателю).

Оособо следует остановиться на расщеплении в F_2 в случае неприменимости правила доминирования, т. е. в случае образования гетерозигот с промежуточными признаками.

И в этом случае первое поколение гибридов удовлетворяет закону единообразия. Но вследствие того, что гетерозиготы отличаются по фенотипу от гомозигот, отношения в F_2 видоизменяются.

Так при скрещивании собак с висячими ушами (HH) с собакой со стоячими ушами (hh) получаются гибриды с полувисячими ушами (Hh)—явление, носящее название неполного доминирования.

Легко понять, что в F_2 мы получаем не расщепление 3:1, а 1:2:1 ввиду фенотипического отличия гетерозигот от гомозигот:

$$P\ \frac{HH}{H} \times \frac{hh}{h}$$

$$F_1\ \frac{Hh}{H,h} \times \frac{Hh}{H,h}$$

$$F_2 HH + 2Hh + hh$$

висячие, полувисячие, стоячие.

Дигибридное скрещивание. Все разобранные выше примеры скрещиваний касались тех случаев, когда скрещиваемые особи отличаются друг от друга одним лишь признаком цвета, формы и т. д. Такого рода скрещивание носит название одногибридного, или моногибридного скрещивания (по-гречески монос означает — один).

Совершенно очевидно, что такие идеальные случаи на практике редки. В большинстве случаев спариваемые производители отличаются не по одному какому-либо признаку, а по двум, трем или вообще по многим признакам.

Если исходные особи отличаются:

в двух признаках —	скрещивание называют	дигибридным,
«трех »	» »	тригибридным,
«четырех »	» »	терагибридным,
«пяти »	» »	пентагибридным,
«шести »	» »	гексагибридным,
«семи »	» »	сентагибридным,
«восьми »	» »	октогибридным,
«девяти »	» »	нонагибридным,
«десяти »	» »	декагибридным

и. т. д.

Обычно все скрещивания в которых производители отличаются во многих признаках (свше трех, четырех), носят название полигибридных скрещиваний.

Сделать расчет дигибридного и полигибридных скрещиваний нетрудно, если усвоить твердо закон чистоты гамет.

В качестве примера возьмем конкретный случай скрещивания, поставленного профессором Арн. Лангом в Цюрихе. Этот ученый скрестил самца «Вотана», типичного ньюфаундленда с черной длинной шерстью, и суку «Флору», легавую собаку с короткой коричневой шерстью. (рис. 12).

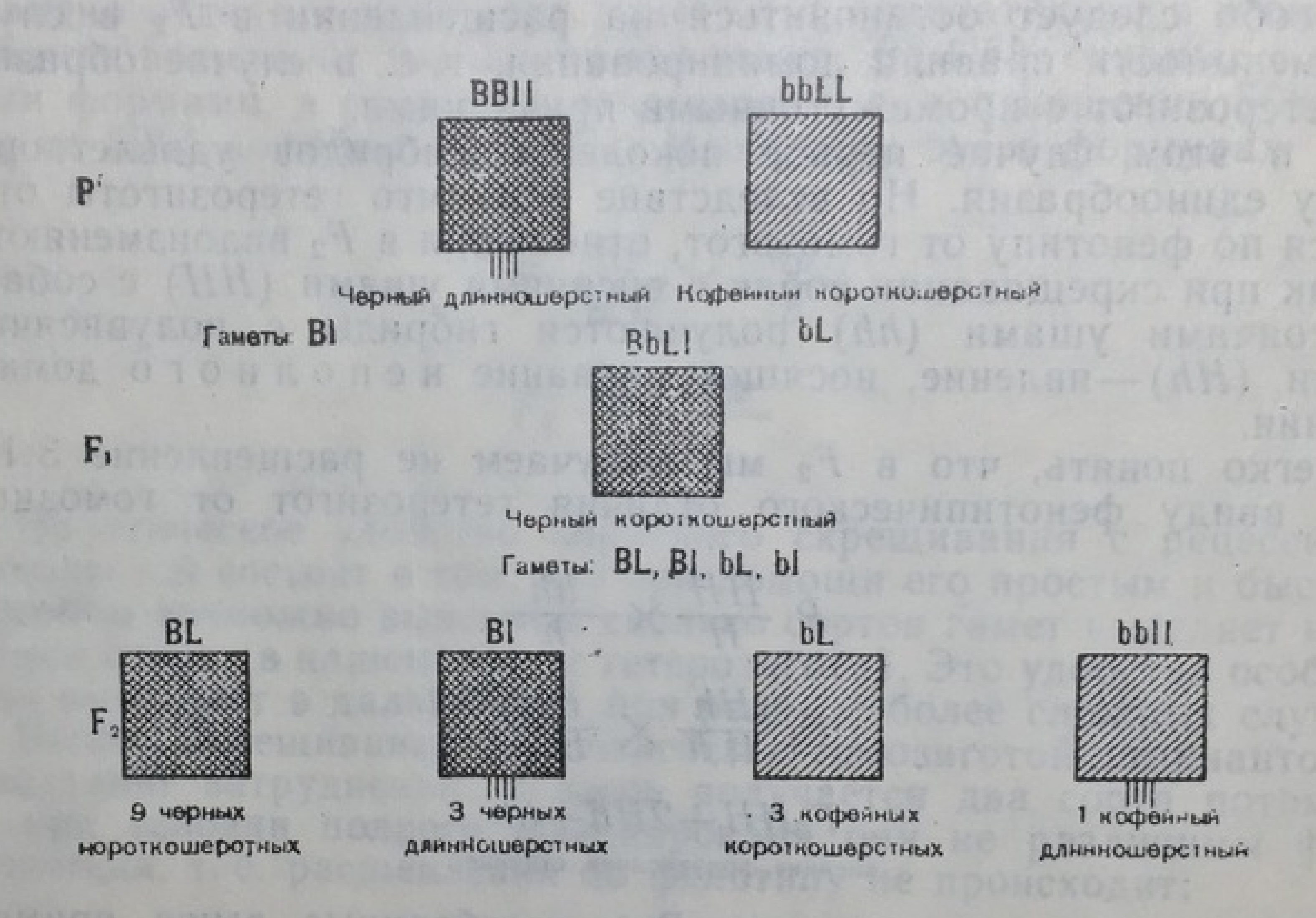


Рис. 12 Дигибридное скрещивание черной длинношерстной и кофейной короткошерстной собак (Ориг.).

Нам уже известно, что черный цвет доминирует над кофейным. Это условно обозначается таким образом:

$$B > b$$

Кроме того специальными опытами установлено, что коротко-шерстость (L) доминирует над длинношерстостью (l), что обозначается следующим образом:

$$L > l$$

Итак в этом примере мы имеем дело с двумя различными парами взаимно исключающих друг друга в своем проявлении генов: с парой генов окраски шерсти (B и b) и с парой генов длины шерсти (L и l).

Такого рода пара взаимно исключающих в своем проявлении генов, один из которых доминирует над другим, называется аллеломорфой. Таким образом мы имеем сейчас дело с двумя аллеломорфами: с аллеломорфой окраски и с аллеломорфой длины шерсти.

В условиях «чистоты» производителей, т. е. их гомозиготности, самец «Вотан» должен получить обозначение *BBU*, самка «Флора» — *bbLL*.

Легко можно определить характер первого поколения помесей, если сделать расчет, руководствуясь теорией чистоты гамет. Родитель *BBll* будет образовывать половые клетки, в каждую из которых обязательно попадет один ген *B* и один ген *l*; т. е. половые клетки, или, как их называют, гаметы, должны обозначаться *Bl*. По теории чистоты гамет в каждую половую клетку должен попасть один ген из каждой пары, и только один из этой пары, т. е. следовательно не может быть гамет *BB* или *ll*, а будут только *Bl*.

Половые клетки, отделяемые самкой «Флорой» *bbLL* могут быть тоже только одного сорта, а именно *bl*.

Из изложенного ясно, что первое поколение помесей, получающееся в результате слияния половой клетки (сперматозоида) отца «Вотана» и половой клетки (яйцеклетки) матери «Флоры», должно иметь форму *BbLl*. По правилу доминирования все эти помеси должны быть черными коротошерстными, и притом все потомство должно быть дноформенным. И в самом деле, все помеси, полученные проф. Лангом, имели формы короткошерстной легавой собаки с черной шерстью. Так как известно, что щенки и длинношерстных ньюфаундлендов при рождении коротковолосы и лишь потом обрастают длинной шерстью, то проф. Лангу пришлось выждать долгое время, прежде чем он смог утверждать о короткошерстости этих гибридов.

Итак первое поколение помесей по внешнему виду от своих родителей получает только доминирующие качества, и притом совершенно безразлично, у кого из родителей были доминирующие особенности—у отца или у матери. Иначе говоря, скрещивания

$$BBll \times bbLL$$

и

$$BBLL \times bbll$$

дают одних и тех же помесей *BbLl*.

Теперь необходимо узнать, каким будет второе поколение, помесей. Здесь будет происходить более сложное расщепление, чем в случае моногибридного скрещивания, и для уяснения его необходимо опять расчитать, какие половые клетки будут отделять помеси первого поколения, и установить возможные комбинации соединений гамет.

Как мы уже говорили, по закону чистоты гамет в каждую половую клетку обязательно попадает один из пары соответствующих генов. Таким образом двойной гибрид (или, как говорят, дигибрид) *BbLl*, полученный при скрещивании «Вотана» и «Флоры» образует 4 сорта половых клеток, а именно: *BL*, *Bl*, *bL* и *bl*. Эти 4 рода гамет представляют собою четыре возможные комбинации, которые можно сделать из 4 элементов — генов *B* и *b*, *L* и *l*.

Воплне понятно, что при скрещивании двух собак-дигибридов *BbLl* рождающиеся щенки будут различны в зависимости от того, из каких яйцеклеток и сперматозоидов они развились. Возможно всего 16 различных комбинаций гамет одного и другого родителей (4×4). При изучении моногибридного скрещивания расчет всех

возможных комбинаций гамет не представлял какого-либо затруднения; но в случаях дигибридного и полигибридного скрещиваний вообще мы сталкиваемся с большим количеством возможных сочетаний, и поэтому тогда применяется специальный способ, предложенный английским профессором Пённетом, носящий название решотки Пённета.

Этот способ сводится к следующему. Чертят квадрат и на верхней стороне его выписывают половые клетки, отделяемые одним, и на одной из боковых сторон — другим из спариваемых производителей. Руководствуясь количеством гамет, квадрат разграфляют в виде решотки, отдельные клетки которой заполняют путем вписывания соответствующих гамет от обоих родителей.

Таблица 5

	BL	*Bl*	*bL*	*bl*
BL	**BBLL** 1	*BBLl* 2	*BbLL* 3	*BbLl* 4
Bl	*BBLl* 5	**BBll** 6	**BbLl** 7	**Bbll** 8
bL	*BbLL* 9	*BbLl* 10	**bbLL** 11	*bbLl* 12
bl	*BbLl* 13	*Bbll* 14	*bbLl* 15	**bbll** 16

Таким путем, чисто механически, мы легко и быстро получаем все возможные комбинации при скрещиваниях собак гибридного происхождения. При полигибридных скрещиваниях решотка Пённета является незаменимым и практически легчайшим методом для выяснения получающихся форм при расщеплении.

Очень интересно и ценно, что все возможные гомозиготы расположены на одной диагонали квадрата (на чертеже они выделены другим шрифтом), по другой диагонали расположены все дигетерозиготы, т. е. особи с наследственной формулой *BbLl*.

Следовательно решотка Пённета механически рассортировывает зиготы.

Разберем теперь, какими признаками бедет обладать собаки второго поколения с различными наследственными формулами,

выясненными при помощи решотки Пённета. Перечислим одну за другой все 16 комбинаций.

1) *BBLL* — щенки будут черные, короткошерстные и будут представлять собою новые комбинации признаков.

2) *BBLl*, 3) *BbLL*, 4) *BbLl*, 5) *BBLl* — Несмотря на их гетерозиготность, все щенки с этими формулами будут черными и короткошерстными вследствие наличия у них доминирующих генов *B* и *L*, препятсвующих проявиться генам *b* и *l*.

6) *BBll* — щенки будут черные и длинношерстные, вполне подобные по этим признакам и по их наследованию своему деду «Вотану».

7) *BbLl* — щенки, тождественные щенкам № 4.

8) *Bbll* — щенки подобные щенкам № 6, несмотря на гетерозиготность по гену *B*.

9) *BbLL*, 10) *BbLl* — черные и короткошерстные щенки, как №№ 3 и 4.

11) *bbLL*, 12) *bbLl* — щенки будут коричневыми, короткошерстными, подобно своей бабке, легавой «Флоре».

13) *BbLl* — тождественны №№ 4, 7 и 10.

14) *Bbll* — черные длинношерстные щенки, тождественные № 8 и подобные № 6.

15) *bbLl* — коричневые короткошерстные щенки, как №№ 11 и 12.

16) *bbll* — новая комбинация признаков: коричневые длинношерстные щенки.

Разобрав все возможные комбинации, можно убедиться, что во втором поколении получаются собаки четырех типов, а именно:

1) черные короткошерстные собаки с двумя доминирующими генами, т. е. *BL*-особи; таких всего будет 9 из 16.

2) черные длинношерстные: *bL*-особи; из 16 из будет 3

3) Коричневые короткошерстные: *bL*-особи; таких будет также 3 из 16, и

4) коричневые длинношерстные: *bl*-особи; из 16 щенков таких встретится всего только одна собака.

Итак рассматриваемое нами скрещивание двух дигибридных собак можно кратко выразить в таких формулах:

$$BbLl \times BbLl \rightarrow 9BL + 3Bl + 3bL + 1bl.$$

Результаты поставленных опытов вполне оправдывают произведенные нами расчеты, и на большом материале легко можно получить соотношения 9:3:3:1. Конечно, если мы имеем дело с небольшим количеством рождающихся щенков, то нет надежды получить точные числа отношений 9:3:3:1, а можно лишь говорить о большей или меньшей вероятности появления того или иного типа собак. Во всяком случае и при дигибридном скрещивании мы наблюдаем расщепление во втором поколении потомков.

Теперь следует обратить внимание на получаемые четыре типа собак при дигибридном скрещивании и выяснить их возможное наследственное поведение при дальнейшем разведении.

Мы уже выяснили, что черных короткошерстных собак во втором поколении будет 9 из 16. Но конечно собаки с формулой

BBLL и собаки *BbLl* и *BbLL* и *BBLl* подобны друг другу только по своему наружному виду, но резко отличаются по своим наследственным задаткам, т. е. они сходны по своему фенотипу, их же наследственные особенности, или, как говорят, их генотипы, различны.

Собаки с формулой *BBLL* являются двойными гомозиготами и потому при скрещивании между собой будут давать всегда только себе подобных, т. е. черных короткошерстных; точно так же будут разводиться в чистоте без расщепления и собаки *bbll*.

Собаки с формулой *BbLl* являются двойными гетерозиготами (дигетерозиготами), и при скрещивании их между собой мы будем получать расщепление 9:3:3:1.

Собаки *BBLl* являются гомозиготными по гену черной окраски, но гетерозиготными по гену длины шерсти (моногетерозиготы) и потому при скрещивании друг с другом будут расщепляться на 3 короткошерстных и 1 длинношерстную собаки.

Сходное моногибридное расщепление будет получаться и при разведении собак *BbLL*, гомозиготных по короткошерстности, но гетерозиготных по гену черного цвета.

У всех перечисленных черных короткошерстных собак фенотин один и тот же, но различие их генотипов, как мы видим, обусловливает различие в их потомстве. Этот факт — сходство фенотипов при глубоких различиях во внутреннем строении наследственного вещества — имеет огромное практическое значение и настойчиво говорит собаководу-практику и тем более кюнологу о недостаточности оценки достоинств собаки как породистого животного по одним лишь внешним признакам строения, форм и окраски; нужно отбросить от себя привычку по одним морфологическим данным описательных и лишь иногда цифровых стандартов определять достоинства собаки как породистого животного.

То же самое различие наследственных способностей при тождестве фенотипов мы обнаружим при разведении двух других типов собак второго поколения дигибридов.

Черных длинношерстных собак в F_2 3 из 16. Из них *BBll* являются двойными гомозиготами, и, как таковые, они будут константными при разведении, т. е. при скрещивании с себе подобными будут давать только себе подобных. Собаки же *Bbll* при скрещивании между собой расшепляются, как моногетерозиготы, на черных длинношерстных и кофейных дллинношерстных в отношении 3:1.

Среди кофейных короткошерстных собак мы также встретим двойных гомозигот *bbLL* (1 из 16), разводящихся в чистоте без расщепления, и ординарных гетерозигот *bbLl* (2 из 16), расщепляющихся при скрещивании между собой на 3 кофейных короткошерстных и 1 кофейный короткошерстный.

О константности при разведении *bbll* кофейных длинношерстных мы уже говорили выше.

Сведем в виде таблицы результат скрещиваний отдельных особей из F_2 с себе подобными:

Таблица 6

Число особей в F_2	Формула	Потомство — F_3
1	*BBLL*	100% *BBLL*
2	*BBLl*	3 *BL*:1*Bl*
2	*BbLL*	3 *BL*:1 *bL*
4	*BbLl*	9 *BL*:3 *Bl*:3*bL*:1*bl*
1	*BBll*	100% *BBll*
2	*Bbll*	3 *Bl*:1 *bl*
1	*bbLL*	100% *bbLL*
2	*bbLl*	3 *bL*:1 *bl*
1	*bbll*	100% *bbll*

Рассмотрение этой таблицы позволяет отметить чрезвычайно интересный факт, а именно: во втором поколении гибридов мы получаем новые формы собак, не подобные исходным родительским формам (*P*), но представляющие собою новое сочетание генов (и следовательно признаков), участвовавших в скрещивании. К числу таковых относятся черные короткошерстные и кофейные длинношерстные; одна девятая часть черных короткошерстных и все кофейные длинношерстные будут являться двойными гомозиготами (*BBLL* и *bbll*) и как таковые, будут константны при дальнейшем разведении.

Эти примеры показывают, что генетика открывает практике возможность сочетать определенные признаки двух разных пород в одной особи. Если признаки, характеризующие желаемый стандарт, являются рецессивными, работа кюнолога будет довольно легка и для этого не потребуется длительного подбора; но если кюнолог будет иметь дело с доминантными признаками, тогда задача усложняется, так как будет необходимо отобрать гомозиготных собак от массы гетерозиготных, не представляющих ценности как производителей вследствие расщепления их потомства. Во всей этой работе путеводной руководящей звездой для кюнолога будут являться данные генетики, которая дает возможность создавать новые, ценные для современности признаки или даже новые породы.

Производя расчет F_2 при прямом дигибридном скрещивании, нетрудно будет перейти и к обратному скрещиванию: в этом случае мы получим расщепление, аналогичное расщеплению при обратном моногибридном скрещивании, а именно распадение потомства на равные по количеству группы, но не на две, а на четыре. И здесь мы имеем возможность установить в результате скрещивания число сортов гамет, отделяемых гетерозиготным родителем:

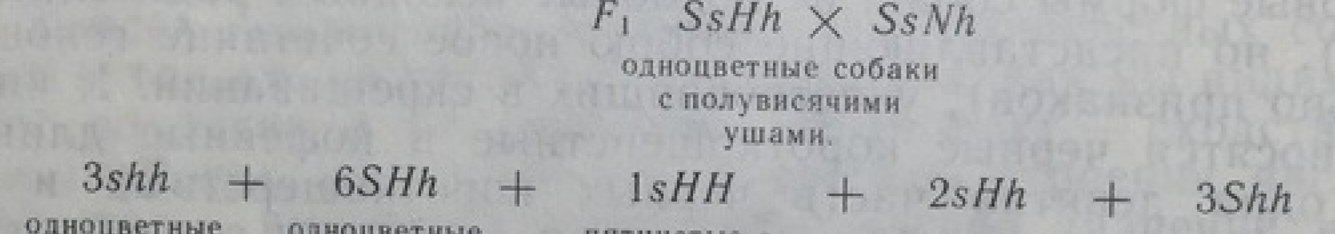
$$F_1 \; \frac{BbLl}{BL,\ Bl, bL,\ bl} \times \frac{bbll}{bl} \;;$$

$$F_2 \; \underset{1}{BbLl} + \underset{1}{Bbll} + \underset{1}{bbLl} + \underset{1}{bbll}$$

1 : 1 : 1 : 1

В разбираемом нами скрещивании гетерозиготы фенотипно не отличимы от гомозигот. Это происходит в том случае, когда один признак полностью доминирует над другим. Но мы знаем из предыдущего изложения, что во многих случаях доминирование неполное и происходит образование промежуточных по форме гетерозигот; таковы случаи передачи по наследству висячих и стоячих ушей (H и h) и др.

В тех случаях, когда финотипно гетерозиготы отличимы от гомозигот, отношения во втором поколении потомков, как мы уже знаем, изменяются. При моногибридном скрещивании отношение 3:1 преобразовывается в отношение 1:2:1. При дигибридном скрещивании отношение 9:3:3:1 преобразовывается в отношение $3BBL:6BbL:1BBl:2Bbl:3bbL:1bl$ в случае неполного доминирования в одной паре генов (B—b) и полного в другой паре (L—l). Такого рода случай был в опытах проф. Плятe в Иене (1925), когда он имел дело с потомством собак, у которых происходило расщепление по признакам: простая пятнистость — s и одноцветность—S (полное доминирование), и по признакам: висячие уши—H и стоячие—h (неполное доминирование). При этих опытах расчет такой:



F_1 $SsHh \times SsNh$

одноцветные собаки с полувисячими ушами.

F_2 $3shh$ + $6SHh$ + $1sHH$ + $2sHh$ + $3Shh$ + $1sh$

одноцветные с висячими ушами; одноцветные с промежуточными по форме ушами; пятнистые с висячими ушами; пятнистые с промежуточными по форме ушами; одноцветные со стоячими ушами; пятицветные со стоячими ушами.

Если при дигибридном скрещивании обе пары признаков наследуются с образованием промежуточных по форме гетерозиготов, то наблюдается расщепление на еще большее количество фенотипных групп, что легко расчитать самому.

Полигибридные скрещивания. Перейдем теперь к разбору тригибридного скрещивания, т. е. спаривания, в котором участвуют три пары генов. В качестве третьей аллеломорфы возьмем упомянутую аллеломорфу так называемой простой пятнистости, т. е. присутствие белых отметин на груди, концах лап и хвосте, и доминантный над ней признак — одноцветность:

$$S > s.$$

Пользуясь нашими формулами, производем расчет тригибридного скрещивания:

P $\dfrac{BBLLSS}{BLS}$ (черный короткошерстный одноцветный) $\times$ $\dfrac{bbllss}{bls}$ (кофейный длинношерстный пятнистый)

F_1 $\dfrac{BbLlSs}{BLS,\ BLs,\ Bls,\ bLS,\ Bls,\ bLs,\ blS,\ bls} \times \dfrac{BbLlSs}{BLs,\ BLs,\ Bls,\ bLS,\ Bls,\ bLs,\ blS,\ bls}$

F_2 $27BLS + 9BLs + 9BLS + 9bLS + 3Bls + 3bLs + 3blS + 1bls.$

Число гамет, отделяемых тригибридом из F_1 должно быть как это следует из закона чистоты гамет. Расчет возможных комбинаций в F_2 при помощи решетки Пеннета дает следующее:

Таблица 7

	BLS	BLs	BLS	bLS	Bls	bLs	blS	BLS
BLS	BBLLSS	BBLLSS	BBLlSS	BbLlSS	BBLlSs	BbLLSs	BbLlSs	BbLlSs
BLs	BBLLSs	BBLLss	BBLLSs	BbLLSs	BBLlss	BbLLss	BbLlSs	BbLlss
bLS	BBlLss	BBlLsS	BBlLSS	BbLlSS	BBllSs	BbLlSs	BbllSS	BbllSs
bLS	BbLLSS	BbDLLSs	BbllSS	BbLLSS	BbLlSs	BbLLSs	bbLlSS	bbLlSs
Bls	BBLlSs	BBLlss	BBllSs	bbLlSs	BBllss	BbLlss	BbllSs	Bbllss
bLs	BbLLSs	BbLLss	BbLlSs	bbLLSs	BbLlss	bbLLss	bbLSs	bbLlss
blS	BbLLSS	BbLlSs	BbllSS	bbLlSS	BbllSs	bbLlSs	bbllSS	bbllSs
bls	BbLlSs	BbLlss	BbllSs	bbLlSs	Bbllss	bbLlss	bbllSs	bbllss

Окончательный разбор решотки Пеннета даст нам формулу расщепления: 27:9:9:3:3:3:1, или же, выписывая фенотипы разных групп, получим следующие данные:

27 *BLS* — черные короткошерстные, одноцветные,
9 *BLs* — черные короткошерстные, пятнистые,
9 *BLS* — черные длинношерстные, одноцветные,
9 *bLS* — кофейные короткошерстные, одноцветные,
3 *Bls* — черные длинношерстные, пятнистые,
3 *bLs* — кофейные короткошерстные, пятнистые,
3 *blS* — кофейные длинношерстные, одноцветные,
1 *bls* — кофейные длинношерстные, пятнистые.

Обратное тригибридное скрещивание с тройным рецессивом расчитывается следующим образом:

$$F_1\ \frac{BbLlSs}{BLS,\ BLs,\ BLS,\ bLS,\ Bls,\ bLs,\ blS,\ bls} \times \frac{bbllss}{bls},$$

$$F_2\ \begin{matrix} BbLlSs+BbLlss+BbllSs+bbLlSs+bbllSs+Bbllss+bbllss \\ 1\ :\ 1\ :\ 1\ :\ 1\ :\ 1\ :1\ :\ 1\ :\ 1\ :1 \end{matrix}$$

И в данном случае обратное скрещивание с рецессивом позволяет установть число гамет, образуемых гетерозиготой. Всего при этом получается 8 различных фенотипов в равных количествах.

При обратном скрещивании тригибрида с тройной доминантной гомозиготой:

$$F_1\quad BbLlSs \times BBLLSS$$

в случае полного доминирования никакого расщепления по фенотипу конечно не будет: все получаемое потомство будет сходно по фенотипу, различаясь лишь генотипически.

Подобным же образом, как мы расчитывали дигибридные и тригибридные скрещивания, разбираются и более сложные случаи полигибридных скрещиваний. Не останавливаясь на них, укажем, что помимо таких, довольно кропотливых способов мы можем произвести расчет расщеплений, применяя специальные формулы, довольно легко усваиваемые.

Приведем некоторые из них.

Число особей в формуле расщепления (или иначе — число клеток в решотке Пеннета) $=4^n$, где n — обозначает число пар генов, участвующих в скрещивании.

Отсюда число особей в формуле расщепления равняется:

При моногибридном скрещивании	$=4^1=$ 4
« дигибридном »	$=4^2=$ 16
« тригибридном »	$=4^3=$ 64
« тетрагибридном »	$=4^4=$ 256
« пентагибридном »	$=4^5=$ 1 024
« гексагибридном »	$=4^6=$ 4 096
и т. д.	

Иначе говоря, чтобы узнать число особей в формуле расщепления достаточно число 4 помножить на себя столько раз, сколько пар генов участвует в скрещивании.

Число генотипов в $F_2=3^n$, следовательно:

При моногибридном скрещивании	= 3
« дигибридном »	= 9
« тригибридном »	= 27
« тетрагибридном »	= 81
« пентагибридном »	=243
« гексагибридном »	=729
и. т. д.	

Число фенотипов в F_2 при условии полного доминирования $=2^n$. Следовательно:

При моногибридном скрещивании	= 2
« дигибридном »	= 4
« тригибридном »	= 8
« тетрагибридном»	=16
« пентагибридном »	=32
« гексагибридном »	=64
и т. д.	

Этой же величине 2^n равно и число гомозигот в F_2, число сортов гамет, отделяемых гетерозиготой, и число особей гетерозиготных по всем генам в F_2.

Число гетерозигот в $F_2=4^n-2^n$,

Следовательно:

При моногибридном скрещивании	2
« дигибридном »	12
« тригибридном »	56
« тетрагибридном »	240
« пентагибридном »	992
« гексагибридном »	4 032
и. т. д.	

Таким образом мы видим, что чем большее число генов участвует в скрещиваниях, тем больше получается генотипических комбинаций и тем более запутанными оказываются расщепления. Если при моногибридном скрещивании рецессивная особь, гомозиготная по всем генам, встречается в количестве 1 на 4, то при тригибридном — 1 на 64, а при пентагибридном уже 1 на 1 024.

На практике мы почти всегда имеем дело со скрещиваниями собак, различающихся по многим генам; следовательно мы почти всегда имеем дело с пилигибридными скрещиваниями. Таким образом задача генетического исследования особей и отбора нужных нам генетипических комбинаций как будто неимоверно усложняется и при более сложных случаях становится как будто практически совершенно неосуществимой.

В действительности это и было бы именно так, если бы не существовало еще одной очень важной закономерности, открытой тем же Менделем и получившей название четвертого закона Менделя, или закона независимости признаков.

Эту закономерность легко усвоить, разбирая второе поколение при дигибридном скрещивании. В самом деле, попробуем сосчитать, какое количество щенков из 16 должно быть черными и какое количество — коричневыми. Мы увидим, что черных должно быть 12 штук ($9BL+3Bl$), а коричневых 4 ($3bL+1bl$). Следовательно, если обращать внимание только на окраску, то и в случае дигибридного скрещивания мы наблюдаем расщепление 3:1 (12:4=3:1) в отношении к цвету псовины, как будто кроме пары генов B—b: других и не было.

Легко убедиться, что то же самое приложимо и к паре генов L—l, из 16 щенков второго поколения 12 — короткошерстных ($9BL+3bl$ и 4 — длинношерстных ($3Bl+1bl$).

Таким образом мы убеждаемся, что каждая пара наследственных особенностей в отношении расщепления ведет себя независимо от другой. Эта закономерность имеет широчайшее применение, и она-то и получила название закона Менделя о независимости признаков, или четвертого закона Менделя.

Краткая формулировка этого закона может быть принята в таком виде:

При скрещивании каждая пара генов ведет себя так, как будто других генов кроме нее не существует, давая в F_2 расщепление в отношении 3:1.

Благодаря этому закону мы можем каждый случай скрещивания рассматривать как моногибридное скрещивание, обращая внимание лишь на одну пару соответствующих признаков.

Только благодаря этому закону и можно без затруднения производить практическую работу по выбору нужных нам наследственных комбинаций, так как в противном случае мы

[1] В действительности существует целая группа явлений не подчиняющихся волне этому закону (сцепления признаков, закон Моргана), но ввиду отсутствия таких явлений у собак, мы на этом не останавливаемся, отсылая интересующихся к подробным курсам общей генетики.

с трудом смогли бы разобраться в бесчисленном количестве генотипических комбинаций при расщеплениях.

Метод обратного скрещивания и закон независимости признаков — это два могучих рычага в деле приктической работы по разведению животных.

Изложением этого закона мы и закончим наше ознакомление с основными законами наследования качественных признаков у собаки.

С целью более полного усвоения изложенного в этой главе и с целью получения навыков применения усвоенных знаний к практической повседневной работе собаковода, мы предлагаем ниже несколько задач по генетике, составленных нами на основании фактов, действительно имевших место в нашей кюнологической работе.

На основании опыта обучения генетике настоятельно рекомендую самостоятельно проработать все эти задачи с карандашом в руке, производя все расчеты на бумаге.

ЗАДАЧИ ПО ГЕНЕТИКЕ СОБАК

№ 1. Коричневая (кофейная) сука была повязана черным кобелем и ощенилась 15 щенками; из них 8 было черных, 7 коричневых. Каковы генотипы родителей и потомков?

№ 2. Какое будет F_1 если гомозиготного черного кобеля скрестить с коричневой сукой? Каково будет F_2? Каково будет потомство от скрещивания F_1 обратно: с черным кобедем — с коричневой сукой?

№ 3. Черная сука несколько раз была повязана одним и тем же черным кобелем и принесла всего 18 черных и 5 коричневых щенков. Сколько черных щенков из числа родившихся должны быть гомозиготными?

№ 4 Четыре суки — №№1, 2, 3 и 4 — повязаны одним и тем же черным кобелем. Сука № 1 коричневая, ощенилась несколькими щенками, один из которых коричневый, остальные неизвестны. Сука № 2 коричневая ощенилась черным щенком. Сука № 3 черная ощенилась коричневым щенком. Сука № 4 черная принесла много щенков — все черные. Каковы генотипы кобеля и всех четырех сук? Какое потомство должно ожидаться от этих 4 вязок?

№ 5. Коричневая сука, оба родителя которой были черные, повязана черным кобелем, отец которого черный, а мать коричневая. Каково должно быть потомство? Каковы генотипы суки, кобеля и щенка? Что можно сказать о генотипах родителей взятых собак?

№ 6. Коричневая длинношерстная сука повязана гомозиготным черным короткошерстным кобелем. Какова внешность F_1? F_2? Каково потомство от скрещивания F_1 с черным короткошерстным родителем? Каково потомство от скрещивания F_1 с коричневым длинношерстным родителем? Каково потомство от скрещивания F_2 с черным длинношерстным псом? с коричневым короткошерстным псом?

№ 7. Гомозиготная черная сука с висячими ушами скрещена с гомозиготным кофейным кобелем со стоячими ушами. Какова

внешность F_1? F_2? Каково потомство от скрещивания F_1 с гомозиготной черной собакой с висячими ушами?—гомозиготной коричневой собакой со стоячими ушами? — с гомозиготной черной собакой со стоячими ушами? — с гомозиготной коричневой собакой с висячими ушами?

№ 8. Две черных короткошерстных собаки повязаны между собою. Один из родившихся щенков был черный длинношерстный, другой — коричневый короткошерстный. Какое потомство можно ожидать от дальнейших скрещиваний этих же родителей?

№ 9. Черная короткошерстная сука повязана коричневым короткошерстным кобелем. Все потомки были черные; большинство короткошерстных и несколько длинношерстных. Каковы генотипы родителей? Какое потомство будет получено, если этот кобель будет повязан с гомозиготной черной длинношерстной сукой?

№ 10. Каков генотип черного короткошерстного кобеля, имевшего 7 братьев, из коих 3 было черных короткошерстных, 4 коричневых длинношерстных, 4 черных длинношерстных и 4 коричневых короткошерстных?

№ 11. Две суки—№№ 1 и 2 — были повязаны двумя кобелями — №№ 3 и 4. Все четыре собаки — черные короткошерстные. Сука № 1 от обоих кобелей давала щенков — всех черных и короткошерстных. Сука № 2 от кобеля № 3 давала черных и коричневых, но всех короткошерстных; она же от кобеля № 4 давала лишь черных щенков, часть из которых были длинношерстные, остальные кофейношерстные. Каковы генотипы №№ 1 и 2 и №№ 3 и 4?

№ 12. Кофейная короткошерстная сука повязана черным длинношерстным кобелем. От этого скрещивания родились 8 черных короткошерстных, 7 черных длинношерстных, 6 коричневых короткошерстных и 9 коричневых длинношерстных щенков. Каковы генотипы родителей? Какое ожидается расщепление?

№ 13. Черная короткошерстная сука повязана черным длинношерстным кобелем. От этого скрещивания родилось (в несколько пометов) 7 черных короткошерстных, 8 черных длинношерстных, 2 кофейных короткошерстных и 3 кофейных длинношерстных щенков. Каковы генотипы родителей? Какое ожидается расщепление?

№ 14. Кофейный короткошерстный кобель повязан с черной короткошерстной сукой. От этого скрещивания родилось (в несколько пометов) 14 черных короткошерстных, 4 черных длинношерстных, 13 кофейных короткошерстных и 6 кофейных длинношерстных шенков. Каковы генотипы родителей? Какое ожидается расщепление?

ГЛАВА V

НАСЛЕДОВАНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ РАЗЛИЧИЙ В ПРОЯВЛЕНИИ ПРИЗНАКА

Изложенные в предудещей главе основные законы наследственности — законы Менделя — имеют универсальное всеобщее применение. В частности все признаки окраски и формы шерстного

покрова, признаки формы экстеррьера и строения тела, психические, физиологические свойства, прирожденные болезни и т. д. и т. п. подчиняются этим законам.

До сего времени мы остановливались на изучении передачи по наследству так называемых качественных признаков, т. е. признаков, представляющих собою ясно обнаруживаемые качественные различия, изменения того или иного свойства организма. Но наряду с такими качественнымими признаками животное обладает целым рядом особенностей, обнаруживающих ничтожные или же, наоборот, большие различия в своих размерах, величие, весе и т. д. Эти могущие быть точно измеренными различия в проявлении признака, беспрерывно изменяющиеся в величине от особи к особи, называются нередко признаками количественными, или количественно измеримыми. Из числа таковых признаков можно упомянуть рост, длину тела, длину отдельных органов, ширину грудной клетки, таза и т. п., вес и т. д.

Следует здесь же подчеркнуть, что противопоставление качественных и количественных признаков является формально условным и чрезвычайно искусственным, но мы условимся под именем «количественных» признаков принимать количественно измеримые различия того или иного признака.

Наследование количественных признаков хотя и следует основным законам Менделя, но в большинстве случаев происходит несколько более сложным способом, чем тот, с которым мы познакомились. Вообще говоря, не нужно думать, что передача по наследству тех или иных признаков всегда протекает по тем простым схемам, которые мы разобрали выше; во многих случаях способ наследования подвергается большим или меньшим усложнениям.

К числу таковых, более сложно наследующихся признаков и относятся количественно измеримые различия в проявлении данного признака.

Даже в случае более простого способа их наследования мы сталкиваемся с довольно большими затруднениями при учете их наследования, вследствие их большой изменчивости. В отделе, посвященном изменчивости, мы познакомились с примерами больших колебаний измеримых признаков, и в частности мы видели, какое большое значение имеют условия, в которых живет животное, для проявления такого признака, как вес. То же самое наблюдается и со всеми другими количественными различиями. Поэтому с целью избежать ненаследственных вариаций, обусловливаемых в своем развитиии лишь условиями питания, содержания и т. д. во всех опытах наследования и во всех случаях отбора по количественным признакам все животные помещаются в совершенно одинаковые, наиболее благоприятные внешние условия в отношении корма, содержания, ухода, климатических факторов и т. д.

Как например наследования количественного признака, передающегося согласно простейшей моногибридной схеме, мы рассмотрим наследование ширины грудной клетки, изученное американским ученым Ритцманном (Ritzmann) на овцах (1923).

Были поставлены скрещивания между овцами породы мериносы рамбулье (сокращенно—R), обладающими узкой грудной клеткой

и соутдоунскими овцами (сокращенно—S), обладающими ш и р о к о й грудной клеткой (рис. 13.). Те и другие овцы сильно изменчивы по ширине груди, и потому для изучения наследственности необходимо построение вариационного ряда, пределы которого и средняя величина являются показателями развития признака. На прилагаемой при сем схеме каждая черная точка соответствует одной измеренной овце. Мы видим из нее, что ширина груди гибридов этих двух пород соответствует ширине груди рамбулье.

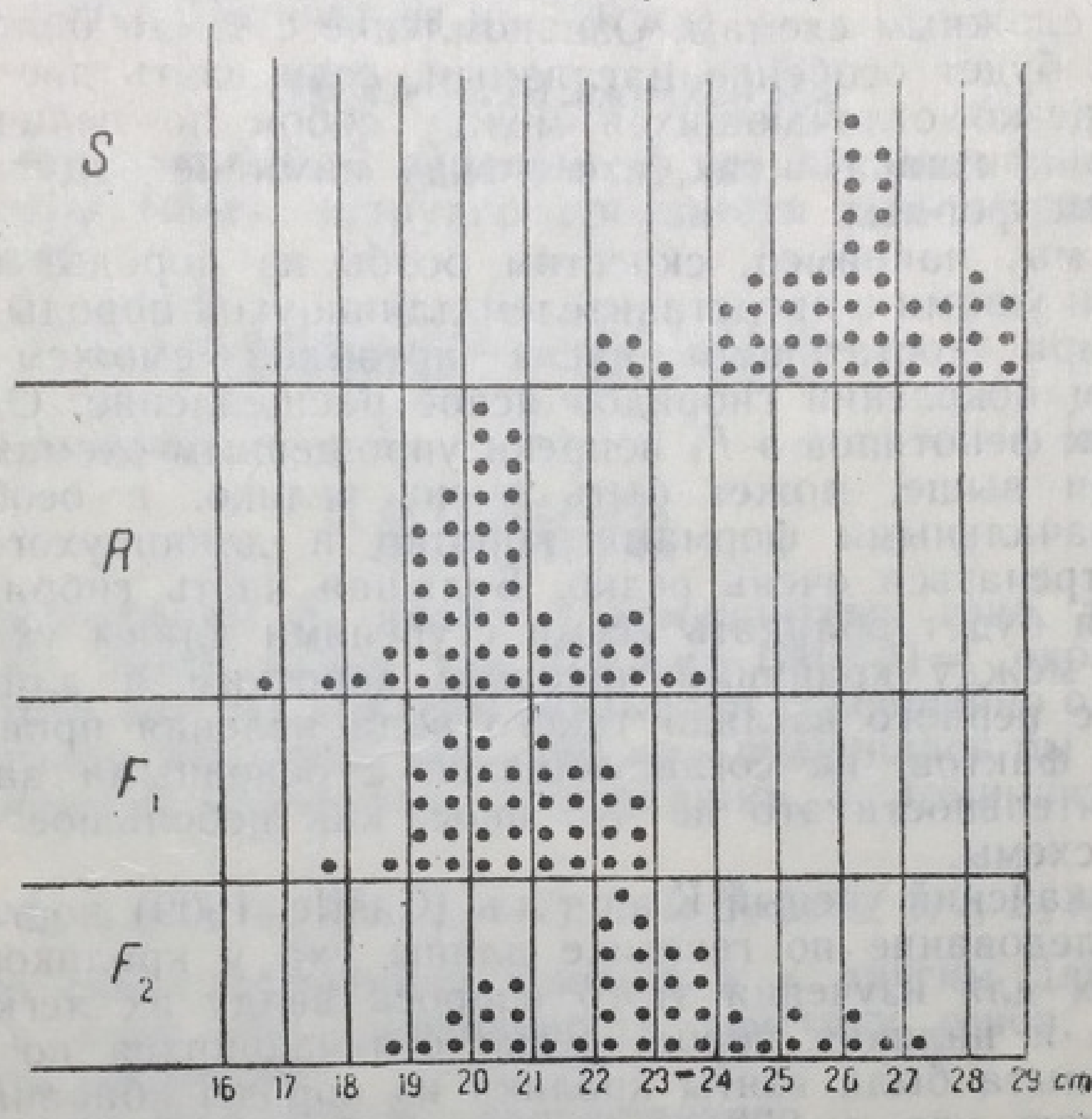


Рис. 13. Наследование ширины грудной клетки. Каждая точка соответствует одной особи. (По Ритцманну, 1923, из Вридта).

Тогда как соутдоунские овцы имеют среднюю ширину груди $=25{,}8$ *см*, а мериносы рамбулье — 20,2 *см*, гибриды F_1 имеют ширину груди$=$ $=20{,}5$ *см*.

Таким образом у з к о г р у д о с т ь доминирует над ш и р о к о г р у д о с т ь ю. Во втором поколении наблюдается ясное расщепление на широкогрудых и узкогрудых: 31 особь обладала узкой грудью — не шире узкогрудых рамбулье, и 10 особей были широкогруды, подобно исходным соутдоунским овцам. Отношение: 31:10 совершенно точно соответствует отношению: 3:1.

Следовательно у овец существует н а с л е д с т в е н н ы й ф а к т о р у з к о г р у д о с т и, д о м и н и р у ю щ и й н а д ф а к т о р о м ш и р о к о г р у д о с т и. Такой же точно фактор обнаружен другим ученым—В р и д т о м — у лошадей, а материалы научно-исследовательской кюнологической лаборатории Центральной школы в/с. РККА дают основание предполагать его существование и у слу-

жебных собак: большая узкогрудость собак повидимому доминирует над широкогрудостью.

Таким образом мы видим, что наследование количественно измеримых различий признака может протекать согласно простейшей моногибридной схеме и все усложнение последней сводится при этом лишь к учету большой изменчивости изучаемого признака.

Гораздо чаще однако количественные признаки наследуются по более сложным схемам. Ознакомление с этими более сложными случаями будет особенно наглядным, если взять две породы животных, резко отличающихся между собой по величине количественного признака — так, что между ними не будут встречаться переходные формы.

Если мы, например, скрестим особь из породы, обладающей короткими ушами с представителем длинноухой породы, то и в этом случае при достаточном числе потомков сможем наблюдать во втором поколении гибридов ясное расщепление. Однако число различных фенотипов в F_2 вопреки упрощенным схемам, разобранным нами выше, может быть очень велико, а особи, сходные с первоначальными формами коротко и длинноухого родителя, будут встречаться очень редко. Большая часть гибридов второго поколения будет обладать всеми ступенями длины уха, промежуточными между крайними членами: коротким и длинным ухом.

Хотя с первого взгляда такого рода явления производят впечатление фактов, не согласующихся с основными законами, но в действительности это не что иное, как небольшое осложнение обычной схемы.

Американский ученый К а с т л ь (Castle, 1909) поставил такого рода исследование по генетике длины уха у кроликов, особенно пригодных для изучения этого вопроса ввиду их легкой размножаемости и наличия пород, резко отличающихся по длине уха.

Для опыта были взяты кролики из породы «бараны» со средней длиною уха в 220 *мм* и польские кролики с длиною уха в 100 *мм*. Гибриды между ними, как показал опыт, обладали промежуточной длиною уха около 160 *мм*. Во втором поколении произошло ясное расщепление, причем появились кролики со всеми длинами уха- от самой малой до самой большой.

Исследования Л а н г а (Lang, 1910) показали, что в наследовании такого признака, длина уха, учавствуют т р и п а р ы г е н о в из разных аллеломорф:

$$\text{I } L_1 > l_1$$
$$\text{II } L_2 > l_2$$
$$\text{III } L_3 > l_3$$

При этом каждый из этих генов производит совершенно одинаковое действие. При наличии только рецессивных генов длина уха равняется около 100 *мм;* каждый же доминантный ген (независимо от того, из какой он аллеломорфы) увеличивает длину уха приблизительно на 20 *мм*.

Ввиду однозначности их действия гены эти и получают одинаковое буквенное обозначение с подстрочным обозначением по-

рядкового номера аллеломорфы. Такие гены называются **однозначными факторами**.

Таким образом короткоухий польский кролик обладает лишь рецессивными генами всех трех аллеломорф; его формула: $l_1\,l_1\,l_2\,l_2\,l_3\,l_3$, почему его длина уха и равна 100 *мм*. Напротив, длинноухий кролик «баран» обладает всеми доминантными генами и имеет формулу $L_1\,L_1\,L_2\,L_2\,L_3\,L_3$; так как каждый доминантный ген увеличивает основную (100 *мм*) длину уха на 20 *мм*, то 6 доминантных генов увеличат ее на 120 *мм*:

$$100\ мм + 120\ мм = 220\ мм$$

Имея в виду участие 3 аллеломорф независимых генов и помня закон чистоты гамет, нетрудно произвести расчет разбираемого скрещивания:

$$P\ \frac{L_1\,L_1\,L_2\,L_2\,L_3\,L_3}{\text{около 220 мм}} \times \frac{l_1\,l_1\,l_2\,l_2\,l_3\,l_3}{\text{около 100 мм}}$$

Гаметы $L_1\,L_2\,L_3$ $l_1\,l_2\,l_3$

$$F_1\ \frac{L_1\,l_1\,L_2\,l_2\,L_3\,l_3}{\text{около}\quad 160\ мм}$$

Так как гибриды F_1 имеют 3 доминантных гена, то поэтому они должны иметь длину уха $100\ мм + (20 \times 3) =$ около 160 *мм*.

Ввиду того, что все эти гены оказывают совершенно однозначное действие, такая же длина уха—160 *мм*—получилась бы и при других генетических формулах, содержащих 3 доминантных гена, а именно:

$$L_1\,L_1\,L_2\,l_2\,l_3\,l_3;\ \ L_1\,l_1\,L_2\,L_2\,l_3\,l_3;\ \ l_1\,l_1\,L_2\,L_3\,l_3;\ \ l_1\,l_1\,L_2\,l_2\,L_3\,L_3$$

(То же самое применино конечно и к другим длинам уха).

Имея в виду эту однозначность действия генов, и следует производить расчет F_2.

Перед нами тригибридное скрещивание.

При скрещивании гибридов F_1 между собою, каждый из гетерозиготов $L_1\,l_1\,L_2\,l_2\,L_3\,l_3$ будет образовывать 8 сортов гамет, а именно:

$$\begin{array}{ll} L_1\,L_2\,L_3 & l_1\,l_2\,l_3; \\ l_1\,L_2\,L_3 & l_1\,L_2\,L_3; \\ L_1\,l_2\,L_3 & L_1\,l_2\,l_3; \\ L_1\,L_2\,l_3 & l_1\,l_2\,l_3; \end{array}$$

Скрещивание F_1 должно дать 64 комбинации, расчет которых мы обычно производили при разборе наследования качественных признаков при помощи решотки Пеннета. Как мы помним, формула расщепления в F_2 при тригибридном скрещивании такова:

$$27\,L_1\,L_2\,L_3 + 9\,l_1\,L_2\,L_3 + 9\,L_1\,l_2 L_3 + 9 L_1\,L_2\,L_3 + 3 l_1\,l_2\,L_3 + 3\,l_1\,L_2\,l_3 + \\ + 3\,L_1\,l_2\,l_3 + 1\,l_1\,l_2\,l_3.$$

Применима ли эта формула к нашему случаю? Конечно—да. Но даст ли нам эта формула возможность произвести расчет числа фонотипов в F_2? Разберемся в этом вопросе.

Эта формула пригодна для случаев полного доминирования. В нашем же случае ни о каком доминировании не может быть

речи, так как каждый ген производит действие, совершенно равнозначное другому гену. Поэтому обычная формула расщепления, будучи формально применимой и к нашему случаю, в действительности не позволит нам произвести расчета расщепления по фенотипам. В самом деле, какие зиготы по фенотипу будут включаться в число $27\, l_1\, l_2\, l_3$? Здесь будут зиготы $L_1\, L_1\, L_2\, L_2\, L_3\, L_3$ — с длиною уха 220 *мм*, $L_1\, l_1\, L_2\, L_1\, L_3\, L_3$ — с длиною уха в 200 *мм*, $L_1\, l_1\, L_2\, l_2\, L_3\, L_3$ — с длиною уха в 180 *мм* и наконец $L_1\, l_1\, L_2\, l_2\, L_3\, L_3$ — с длиною уха 160 *мм*.

Очевидно, что для расчета расщепления в случае однозначных факторов нужно применять другой способ подсчета получающихся комбинаций.

Так как в нашем случае имеет значение не наименование гена (L_1 или L_2; l_1 или l_2 и т. д.), а лишь ч и с л о д о м и н а н т н ы х генов, то поэтому решотку Пённета здесь удобнее строить таким образом, чтобы учитывать лишь число доминантных генов в зиготах. Таким образом гаметы, отделяемые гетерозиготами из F_1 $L_1\, l_1\, L_2\, l_2\, L_3\, l_3$, получают такое обозначение их «стоимости», в отношении к длине уха, определяемое число доминатных генов:

Формула гаметы	Число доминатных генов
$L_1\, L_2\, L_3$	3
$l_1\, L_2\, L_3$	2
$L_1\, l_2\, L_3$	2
$L_1\, L_2\, l_3$	2
$l_1\, l_2\, L_3$	1
$l_1\, L_2\, l_3$	1
$L_1\, l_2\, l_3$	1
$l_1\, l_2\, l_3$	0

Отсюда и решотка Пённета примет следующий вид:

	3	2	2	2	1	1	1	0
3	6	5	5	5	4	4	4	3
2	5	4	4	4	3	3	3	2
2	5	4	4	4	3	3	3	2
2	5	4	4	4	3	3	3	2
1	4	3	3	3	2	2	2	1
1	4	3	3	3	2	2	2	1
1	4	3	3	3	2	2	2	1
0	3	2	2	2	1	1	1	0

Расчет расщепления на основании этой решотки таков:

Число генов в зиготе . . .	6	5	4	3	2	1	0
Длина уха	ок. 220	ок. 200	ок. 180	ок. 160	ок. 140	ок. 120	ок. 100 *мм*
Число особей в F_2	1	6	15	20	15	6	1

Итак вот искомая формула расщепления при тригибридном скрещивании с однозначными факторами (рис. 14)

1:6:15:20:15:6:1

Как мы видим, наибольшее число особей в F_2 будет обладать длиною уха около 160 *мм,* т. е. такою же, как и все особи из F_1.

Если же мы учтем, что ввиду сильной изменчивости количественных признаков длина уха у гетерозигот F_1, не будет точно равна 160 *мм*, а будет фактически колебаться от 140 до 170 *мм*, то число особей из F_2, сходных с особями F_1, еще больше повысится. В F_2 особей с длиною уха от 140 до 180 *мм* должно быть 50 из 64, т. е. 78% от общего числа особей F_2.

Таким образом неискушенный животновод, разводя F_1 и F_2 в малом количестве, может получить впечатление, что появившаяся в F_1 промежуточная форма ушей (или другого признака) становится константной при разведении и никакого расщепления и выщепления исходных форм далее якобы не получается. Это и составляет суть ложного, ныне устаревшего учения о постоянно промежуточной наследственности, держащегося однако и до настоящего времени среди собаководов. В действительности же, как мы видим, и здесь можно получить исходные формы в F_2, но так как они должны появляться не часто, необходимо получить довольно большое число особей в F_2, чтобы вывести желаемые повторения исходных форм.

Такого рода принцип расчета наследования с участием равнозначно действующих генов получил название принципа Нильсона-Эле — по имени скандинавского ученого,

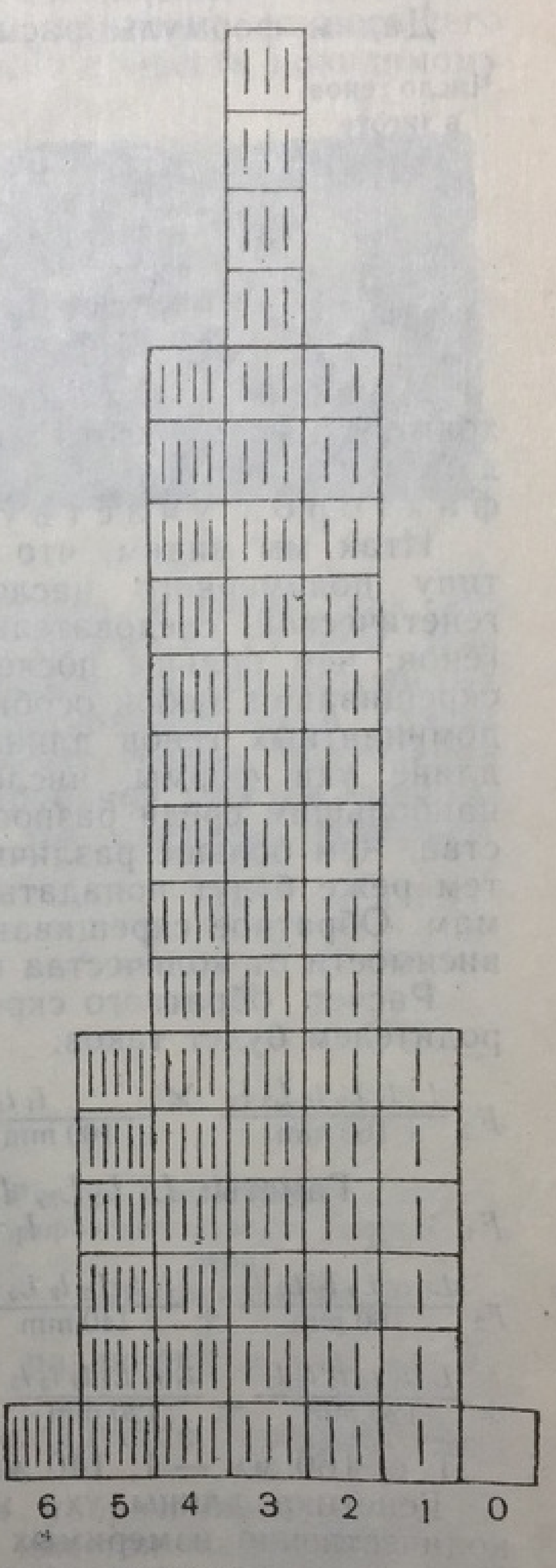


Рис. 14. Частота семи возможных типов комбинаций в F_2 при тригибридном скрещивании с однозначными факторами. Цифры обозначают число доминантных генов в зиготе.
(Из Сайнота и Денна, 1925).

его открывшего (1910 и 1911). Однозначные факторы называются еще иначе — *полимерными*, а само наследование называется *полимерией*, в частности — *димерией* в случае двух факторов, *тримерией* — трех (разобранный выше случай), *тетрамерией* — четырх, *пентамерией* — пяти и т. д.

Дадим формулы расщепления при полимерных скрещиваниях:

		Число генов в зиготе											Число особей в формуле расщепления
		10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	0	
Число особей F_2	димерия . .							1	4	6	4	1	16
	тримерия .					1	6	15	20	15	6	1	64
	тетрамерия			1	8	28	56	70	56	28	8	1	256
	пентамерия	1	10	45	120	210	252	210	120	45	10	1	1024

Мы видим, что *максимальное* количество особей в F_2 приходится на те зиготы, в которых *содержится столько доминантных генов, сколько пар однозначных факторов участвует в скрещивании*.

Итак мы видим, что наследование длины уха происходит по типу полимерного наследования. Длина уха с точки зрения генетической, следовательно, зависит от количества доминантных генов: чем больше последних, тем дилнее ухо, и наоборот. При скрещивании любой особи с особью, имеющей меньшее количество доминантных генов длины уха, мы получаем промежуточные по длине уха формы, число которых во втором поколении будет наибольшим среди разнообразных типов расщепляющегося потомства. Чем больше различие в длине уха между взятыми формами, тем реже будут попадаться в F_2 особи, подобные исходным формам. Обратное скрещивание будет давать разный результат в зависимости от количества генов, отличавших исходные формы.

Расчет обратного скрещивания тригетерозиготы с короткоухим родителем будет таков:

$$F_2\ \frac{L_1\, l_1\, L_2\, l_2\, L_3\, l_3}{160\ \text{mm}} \times \frac{l_1\, l_1\, l_2\, l_2\, l_3\, l_3}{100\ \text{mm}}$$

F_1 Гаметы: $L_1\, L_2 L_3,\ l_1\, L_2\, L_3,\ L_1\, l_2\, L_3,\ l_1\, l_2\, l_3\ L_1\, L_2\, l_3,\ L_1\, l_2\, l_3,\ l_1\, L_2\, l_3\ l_1\, l_2\, L_3,\ l_1\, l_2\, l_3;$

$$F_2\ \frac{L_1\, l_1\, L_2\, l_2\, L_3\, l_3}{160\ \text{mm}} + \frac{l_1\, l_1\, L_2\, l_2\, L_3\, l_3}{140\ \text{mm}} + \frac{L_1\, l_1\, l_2\, l_2\, L_3\, l_3}{140\ \text{mm}} + \frac{L_1\, l_1\, L_2\, l_2\, l_3\, l_3}{140\ \text{mm}} +$$

$$+ \frac{L_1\, l_1\, l_2\, l_2\, l_3\, l_3}{120\ \text{mm}} + \frac{l_1\, l_1\, L_2\, l_2\, l_3\, l_3}{120\ \text{mm}} + \frac{l_1\, l_1\, L_2\, l_2\, l_3\, l_3}{120\ \text{mm}} + \frac{l_1\, l_1\, l_2\, l_2\, l_3\, l_3}{100\ \text{mm}}$$

Т. е. 160 *мм* — 1; 140 *мм* — 3; 120 *мм* — 3; 100 *мм* — 1.

Генетика длины уха может являться примером наследования количественно измеримых различий признака по типу полимерии, т. е. с участием однозначных факторов. Повидимому этот принцип Нильсона-Эле является основным законом наследования количественно измеримых различий признака, а такие случаи, как разобранные выше — случаи наследования ширины грудной клетки, может быть являются, как предполагает *Филипченко* (1928), лишь суммарным выражением воздействия нескольких однозначных

факторов, не могущих быть обнаруженными при поверхностном ознакомлении с генетикой данного признака. Практически однако полезно различать случаи наследования количественного признака, протекающие по типу простого моногибридного скрещивания и случаи наследования по типу полимерного расщепления.

В качестве примера количественного признака, зависящего от нескольких однозначных факторов, можно привести повидимому

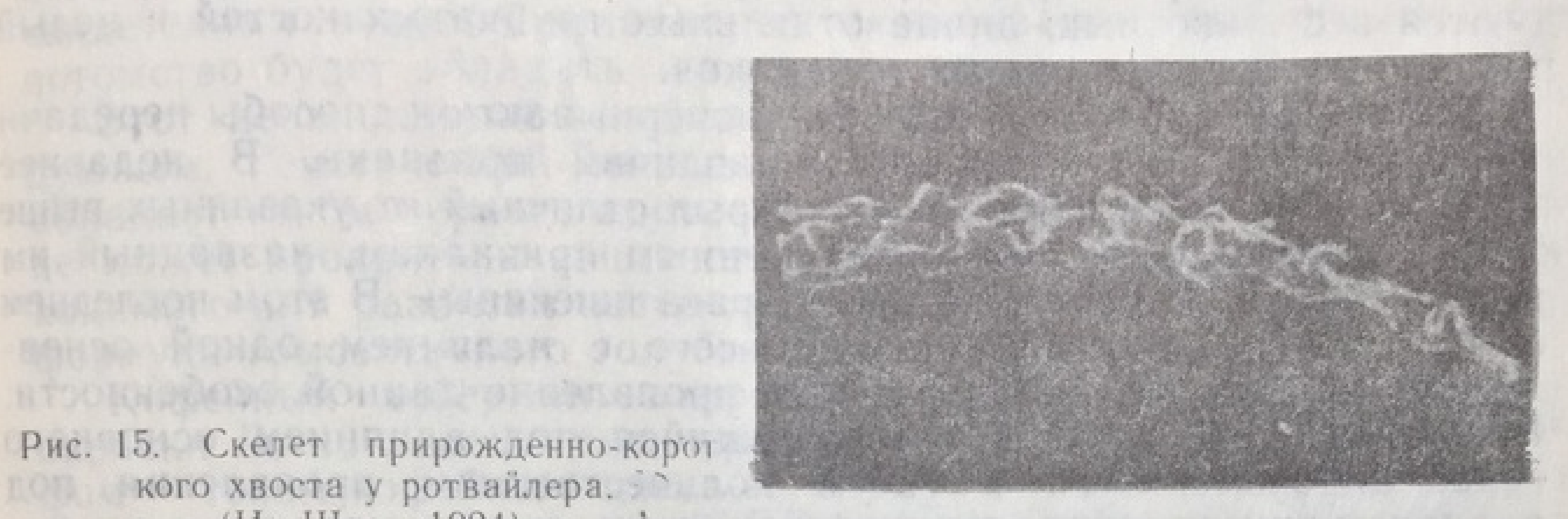


Рис. 15. Скелет прирожденно-короткого хвоста у ротвайлера. (Из Шеме, 1924).

наследование прирожденной короткохвостости у собак, как это следует из работы Клодницкого и Шпетта (1925). Как известно, изредка наблюдаются случаи рождения короткохвостых (и даже бесхвостых) собак. Такая короткохвостость в глазах неосведомленного человека сходна с искусственно получаемой короткохвостостью собак, в результате отрубания хвостов, практикующееся у целого ряда пород. Но это сходство поверхностное. И та и другая короткохвостость различаются как по генотипу (1), так и по фенотипу (2):

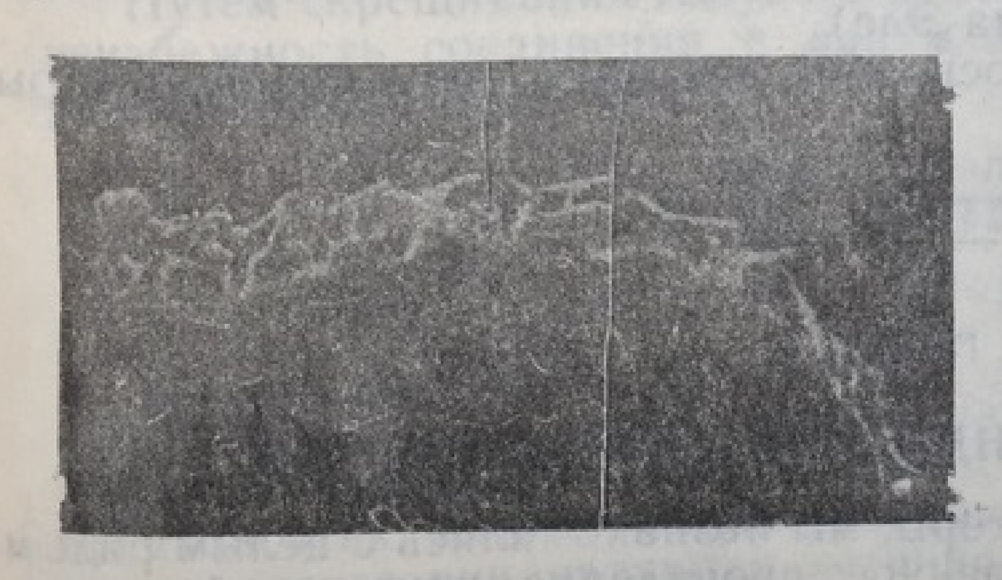


Рис. 16. Скелет искусственно укороченного хвоста у ротвайлера. (Из Шеме, 1924).

1. Прирожденная короткохвостость наследуется, приобретенная не наследуется.[1]

2. Последний позвонок искусственно укороченного хвоста — круглый в поперечнике; на конце его имеется межпозвоночная пластинка. Последний позвонок прирожденного короткого хвоста несколько сжат с боков, конец его несколько раздут, лишен межпозвоночной пластинки и равномерно закруглен; отдельные позвонки обычно несколько короче (рис. 15 и 16).

[1] О ненаследуемости приобретенных признаков см. ч. IV, гл. 5.

Размеры прирожденно короткого хвоста бывают довольно различными: в опытах Клодницкого не превышали одной трети длины нормального хвоста.

Наследование такой прирожденной короткохвостости обусловлено двумя или тремя парами однозначных генов — повидимому сходно с тем, что мы наблюдали при изучении генетики длины уха.

Таким же образом, по принципу однозначных факторов, наследуются вес животных, длина отдельных трубчатых костей и целый ряд других количественных признаков.

Укаазанными двумя типами не исчерпываются способы передачи по наследству количественных различий признака. В недавнее время (1927) Филипченко открыл отличный от указанных выше способ расщепления по количественным признакам, названный им типом «Маркиз» (Marquis — раса пшеницы). В этом последнем случае мы встречаемся прежде всего с наличием одной основной пары генов, обусловливающей проявление данной особенности. Но кроме того признак, появляющийся под влиянием основного гена, видоизменяется в своем количественном проявлении под влиянием других генов вторичного порядка, так называемых генов-модификаторов, которые могут представлять собою не что иное, как однозначные факторы. Возможно что по такому способу у собаки наследуются длина шерсти и ряд других признаков.

Таким образом в наследовании количественно измеримых различий признака мы можем различать три основных типа:

I. Наследование по типу простого моногибридного скрещивания.

II. По типу простой полимерии: расщепление по однозначным факторам (принцип Нильсона-Эле).

III. По типу «Маркиз»: основной ген плюс гены-модификаторы (принцип Филипченко).

ГЛАВА VI

НОВООБРАЗОВАНИЯ ПРИ СКРЕЩИВАНИИ

Изучая однозначные факторы, мы познакомились с целым рядом примеров того, что определенное проявление какого-либо количественного признака является результатом совместного, взаимного воздействия нескольких генов; другими словами, несколько генов могут обусловливать один признак. Так например длина уха в 160 *мм* обусловливается тремя доминантными генами в зиготе $L, l, L_2, l_2 L_3 l_3$. В этом случае каждый доминантный ген порознь дает иной эффект, нежели все три доминатных гена, вместе взятые.

Такие случаи суммарного участия нескольких генов в построении одного признака очень часты при образовании количественных различий признака. Но особенно интересны и эффектны суммарные воздействия генов на качественное проявление того или иного признака. В этом случае отдельные гены порознь дают совершенно иные качественные результаты, чем они же, взятые вместе. Такого

рода явления могут оказываться виновниками появления целого ряда интереснейших «новообразований при скрещивании».

Рассмотрим в качестве примера исследованное мною наследование окраски у доберман-пинчера (Ильин, 1927—1930). Если мы будем разводить гомозиготных в себе голубых доберманов, то убедимся, что эта окраска является константной в наследовании. Такую же неизменность в наследовании мы получим и при скрещивании кофейных между собою при условии их гомозиготности. Если же мы скрестим голубого добермана с кофейным, то мы будем свидетелями новообразования от скрещивания: полученное нами потомство будет обладать черным цветом шерсти.

Этот неожиданный результат находит себе объяснение в следующем. Генетический анализ показывает, что голубой доберман обладает геном черного цвета B, полное действие которого однако не может проявиться ввиду отсутствия гена D (усилителя), необходимого для развития интенсивного черного цвета. Таким образом формула гомозиготного голубого добермана такова: $BBdd$.

Кофейный доберман, напротив, обладает геном интенсивной окраски D, но лишен гена черного цвета, обладая его аллеломорфом — геном кофейного цвета b. Формула гомозиготного кофейного добермана поэтому такова: $bbDD$.

Таким образом в нашем скрещивании участвуют аллеломорфы

$$B > b$$

и

$$D > d$$

Путем скрещивания голубого добермана с кофейным мы создаем неизбежность соединения в одном зиготе доминантных генов из разных аллеломорф: B и D.

$$P \frac{BBdd}{Bd} \times \frac{bbDD}{bD}$$

$$F_1 \quad BbDd$$

В результате этого мы получаем доберманов черного цвета, так как рождающиеся щенки имеют как гены черного цвета, так и гены интенсивности черного цвета. Несмотря на то, что среди предков этих щенков могло совершенно и не быть черных собак, тем не менее они являются истинно черными псами. Это явление лишний раз является доказательством ложности взглядов рядовых собаководов, желающих объяснить все случаи новообразований при скрещиваниях атавизмами, т. е. возвращением к признакам предков. Наше новообразование является лишь результатом взаимного действия генов из разных аллеломорф, разобщенных в предыдущих поколениях по разным зиготам.

Генетическое объяснение факта появления разбираемого новообразования является вместе с тем и указанием дальнейшей судьбы потомства полученных нами черных собак. Само собой понятно, что полученные черные собаки, являясь дигетерозиготными, отделяют 4 сорта гамет: BD, Bd, bD, bd. В результате этого мы будем

наблюдать при скрещивании их между собой расщепление на черных, голубых и кофейных в отношении 9:3:4, как это следует из расчета скрещивания:

$$F_1 \quad \frac{BbDd}{BD, Bd, bD, bd} \times \frac{BbDd}{BD, Bd, bD, bd},$$

$$F_2 \quad \frac{9BD}{\text{черные}} + \frac{3Bd}{\text{голубые}} + \frac{3bD + 1bd}{\text{кофейные разных оттенков}}$$

Итак ген черного цвета B и ген интенсивности окраски D, находясь совместно в одной зиготе, дают совершенно иной качественный эффект, нежели каждый в отдельности.

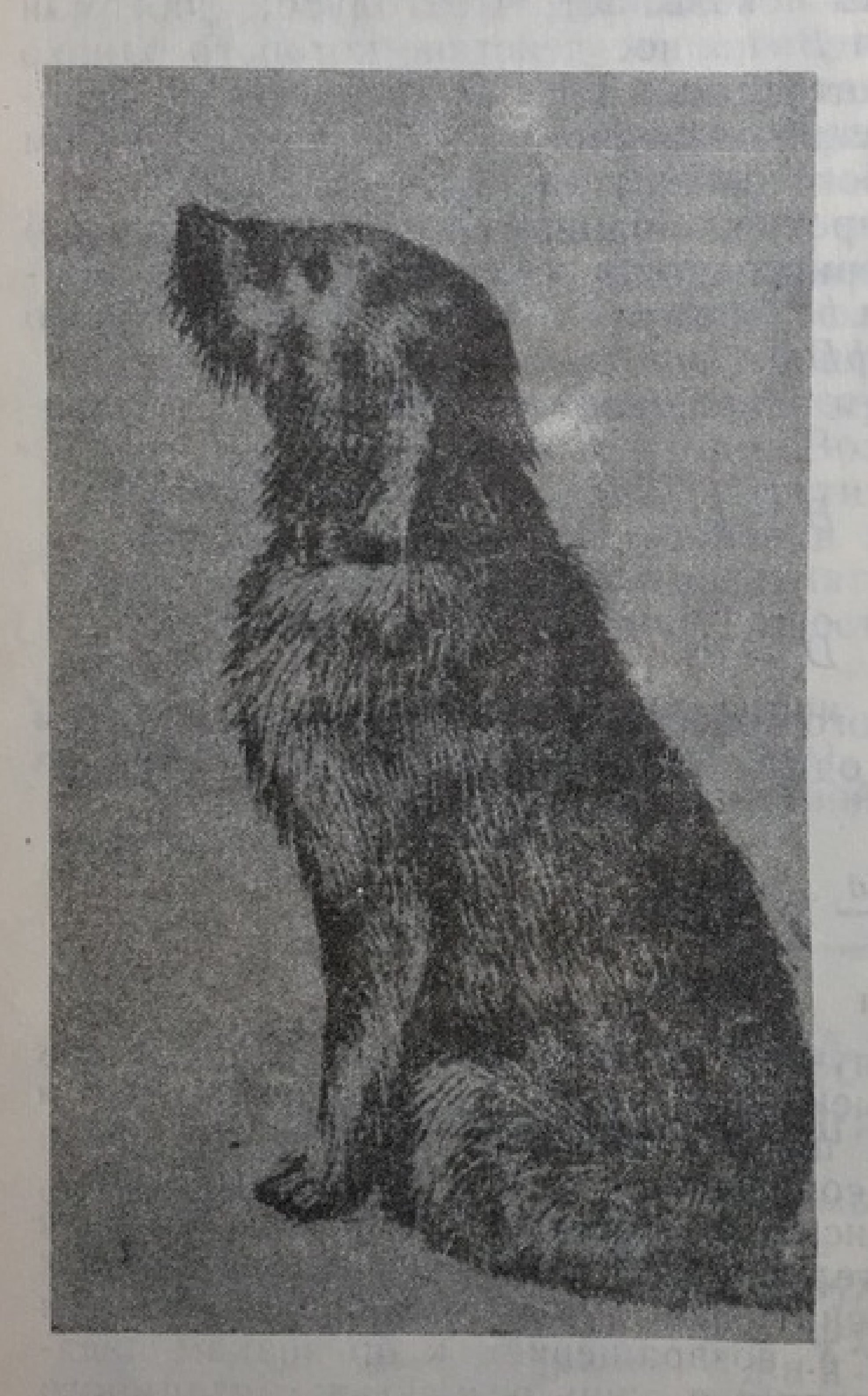


Рис. 17. Гибрид гладкошерстной немецкой овчарки и волнистошерстной южно-русской овчарки «Валет»; обладает жесткой шерстью и эрделеподобной «бородой» (Ориг.)

Такое явление взаимодействия наследственных факторов, т. е. суммарного участия нескольких генов в построении одного признака, и оказывается нередко ответственным за проявление подобных новообразований при скрещиваниях, представляющих собою совершенно новые генетические сочетания.

Интересный случай новообразования при скрещиваниях удалось нам наблюдать в N питомнике собак. В результате скрещивания

гладкошерстной немецкой овчарки и волнистошерстной русской овчарки был получен гибрид «Валет», обладавший по телу жесткой пружинящей шерстью и длинной «бородой», чрезвычайно сходными с жесткой шерстью и «бородой» эрдель-террьера (рис. 17). Характерная «борода» на подбородке придает голове «Валета» большое сходство с головой эрдель-террьера, но строение черепа обнаруживает очень мало черт такого сходства. Анализ этого любопытного случая еще не закончен, но кажется очень вероятным, что это новообразование является результатом сочетания в одной зиготе нескольких генов из разных пар.

Такого рода новые формы, появляющиеся в результате скрещивания, вследствие нового сочетания в одной зиготе нескольких наследственных зачатков из разных аллеломорф получили название новых генетических *комбинаций*. Легко понять, что в случае появления такой новой комбинации обычно нетрудно добиться ее константности при разведении. Уже в следующем поколении (в F_2) мы получаем гомозиготные формы (в нашем случае с доберманами — $BBDD$). Вся задача заводчика и должна сводиться к тому, чтобы путем скрещивания суметь разыскать этих гомозигот, и тогда константность новополученной комбинации обеспечена.

ГЛАВА VII

ЯВЛЕНИЯ АЛЬБИНИЗМА

Еще более яркие случаи многочисленных новообразований при скрещиваниях, возникающих в результате суммарного действия нескольких генов, можно наблюдать при спаривании собак различных окрасок с белыми собаками.

Чисто белые животные, лишенные красящего вещества на всем теле, носят название *альбиносов* (от латинского слова albus — белый). Обычно окрашенные собаки содержат в коже, шерсти и глазах своеобразное химическое вещество, придающее цвет их покровам, так называемый *пигмент*. У многих животных это красящее вещество, пигмент, в редких случаях, совершенно отсутствует, в результате чего получается особь с чисто белой шерстью и белой кожей; при этом вследствие отсутствия пигмента и в глазу, сквозь его оболочки, просвечивает кровь в кровеносных сосудах, в результате чего глаз выглядит красным. Такие животные называются *полными* альбиносами; среди собак таковых до сих пор не обнаружено, за исключением немногих случаев у немецких догов. Не считая этих случаев, описанные доныне чисто белые собаки всегда обладали пигментом в глазах, имеющих коричневый или голубой цвет, а также нередко и в коже. Такие особи по существу являются не настоящими альбиносами, а так называемыми *лейцистами*, но для простоты их также называют альбиносами, подразумевая под этим неполный альбинизм. В качестве примеров таких лейцистов, или неполных альбиносов — собак, можно привести белых булль-террьеров (рис. 20), белых шпицов, белых вогульских лаек (рис. 18 и 19), белых гиляцких лаек и т. д.

Опыты Чеббеса и Вридта (1927), с одной стороны, и наши (Ильин, 1926) с другой, показали, что обычный неполный альбинизм, наблюдаемый у самоедских собак (Чебес и Вридт) и у наших лаек (вогульская, остяцкая и т. д.) (Ильин), обусловлен



Рис. 18. Белая вогульская лайка «Сос». Лейцист, альбиноид. (Ориг.).

одним рецессивным геном. При скрещивании альбиноса с любой окрашенной гомозиготной особью (серой, черной, рыжей и т. д.) получаются соответственно окрашенные животные. Во втором поколении расщепление на белых и на окрашенных (не различая цвета).



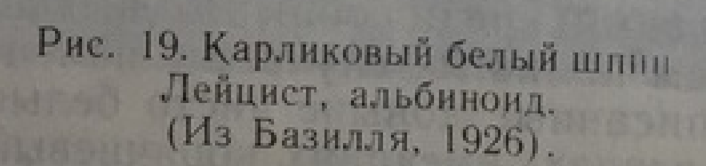


Рис. 19. Карликовый белый шпиц. Лейцист, альбиноид. (Из Базилля, 1926).

Аллеломорфа генов, участвующая в данном скрещивании, получила название альбиносерии:

$$C > c^a$$

Присутствие гена C является необходимым для развития какой бы то ни было окраски, но сам он окраски не вызывает. Если

ген *C* есть, то собака может быть цветной, но какой цвет она будет
иметь, это определяется другими генами, специфически вызываю-
щими ту или иную окраску. Эти последние гены называют факто-
рами-возбудителями данной окраски, например ген-возбу-
дитель черного цвета *B*, ген — возбудитель коричневого цвета *b*
и т. д. Ген *C*, как необходимый для развития любой окраски, на-
зывается основным фактором окраски, или иначе —
комплементом. Если основного фактора окраски нет, собака
несмотря на присутствие генов-возбудителей будет белой.
Для того чтобы легче понять генетическую обусловленность
альбинизма, можно пояснить это следующим грубым сравнением,



Рис. 20. Белый булль-терьер. Лейцист, альбиноид. (Из Базилля 1926).

которое ничего не объясняет по существу, но лишь позволяет легче
усвоить разбираемый вопрос.
Сравним основной фактор окраски с маляром, ген — возбуди-
тель данного цвета — с окраской определенного тона, а шерсть соба-
ки — со стеной, которая подлежит окрашиванию.
Если есть маляр (основной фактор) и краска (ген-возбудитель) —
стена (шерсть собаки) может быть выкрашена. Цвет окраски стены
при одном и том же маляре может быть различным в зависимости
от того, какая краска будет использована. Но если маляра нет (c^a),
то какая бы краска ни была взята, стена окажется невыкрашенной,
т. е. в нашем случае собака останется белой.
Таким образом, если мы имеем дело с какой-либо окрашенной
собакой, мы можем быть уверены, что она обладает основным фак-
тором окраски. Отсюда ясно, что те формулы, которые мы уста-
навливали для собак разного цвета, были неполны: мы всегда
пропускали обозначение гена *C*.

Формула черной собаки CBD
» голубой CBd
» кофейной Cbd и Cbd

В целях сокращения можно опускать обозначение гена C в формулах окрашенных собак, но всегда иметь в виду, что обозначение этого гена подразумевается.

Как мы уже сказали, если у собаки нет гена C, то она является альбиносом (c^a) независимо от того, какие гены-возбудители у нее имеются. Если бы в только что перечисленных формулах ген C исчез и заменился геном c^a, то собаки стали бы альбиносами. Отсюда ясно, что альбиносы могут содержать в непроявившемся, как говорят — в криптомерном. состоянии гены различных окрасок. Чеббео и Вридт (1927) показали, что белые самоедские собаки содержат в криптомерном состоянии ген черного цвета, но наши, союзные лайки могут содержать самые различные гены окрасок.[1] Вот например формулы альбиносов, получающиеся при исчезновении комплемента («маляра») из указанных выше формул:

c^aBD — альбинос с криптомерными генами черного цвета
c^aBd — » » » » голубого »
c^abD —
c^abd — » » » » кофейного »

Несмотря на фенотипическое сходство следует однако строго различать непроявление генов в фенотипе вследствие нахождения их в криптомерном состоянии от нахождения их в рецессивном состоянии. В первом случае гены принадлежат к разным аллеломорфам ($c^a — B$), во втором случае, к одной аллеломорфе ($B — b$).

Таким образом несмотря на фенотипическую однородность собак-альбиносов они могут быть неоднородными в генотипическом отношении, могут различаться по криптомерным, скрытым генам окраски. Эта генотипическая неоднородность альбиносов и является причиной многочисленных новообразований, получающихся при скрещиваниях окрашенных собак с белыми.

Конечно не всегда скрещивание белой собаки с окрашенной ведет к новообразованиям; во многих случаях можно быть лишь свидетелями обыкновенного моногибридного скрещивания. Таковы все вязки собак, отличающихся в отношении к генам окраски лишь наличием основного фактора окраски («маляра»).

Разберем скрещивание черной собаки с альбиносом c^ac^aBBDD.

$$P \quad \frac{\dfrac{CCBBDD}{\text{черная}}}{CBD} \times \frac{\dfrac{s^ac^aBBDD}{\text{альбинос}}}{c^aBD}$$

$$F_1 \quad \frac{Cc^aBBDD}{CBD,\ c^aBD} \times \frac{Cc^aBBDD}{CBD,\ c^aBD} \quad \text{(черные)}$$

$$F_2 \quad \frac{CCBBDD + 2Cc^aBBDD}{3\ \text{черные}} \neq \frac{c^ac^aBBDD}{1\ \text{альбинос}}$$

[1] По данным научно-исследовательской кинологической лаборатории Центральной школы в/с РККА.

Здесь видим обычное моногибридное скрещивание.

Не то будет, если мы ту же черную собаку $CCBBDD$ срекстим с альбиносом c^ac^abbDD, хотя и сходным фенотипически с предидущим альбиносом, но отличающимся от него заменой гена B на b:

$$P\ \frac{\overset{CCBBDD}{\text{черная}}}{CBD}\quad \frac{\overset{c^ac^abbDD}{\text{альбинос}}}{c^abD}$$

$$F_1\ \frac{Cc^aBbDD}{CBD,\ CbD,\ c^aBV,\ c^abD}\times\frac{Cc^aBbDD}{CBD,\ CbD,\ c^aBD,\ c^abD}\ \text{(черные)};$$

$$F_2\ \frac{{}^*cbd}{\text{черные}}\neq\frac{3CbD}{\text{кофейные}}\neq\frac{3c^aBD\neq 1c^abD}{\text{альбиносы}}$$

Это скрещивание является уже дигибридным, хотя фенотипно оно было совершенно сходно с предыдущим скрещиванием. В F_2 появляются не только исходные черные и белые собаки, но и кофейные (!), которые являются новообразованиями при скрещивании, возникшими за счет участия в расщеплении генов b, криптомерно скрытых в исходном альбиносе.

Наиболее любопытны новообразования, которые возникают уже в F_1 при скрещивании окрашенных с белыми.

В качестве примера разберем скрещивание кофейной собаки с альбиносом $c^ac^aBBDD\Sigma$

$$P\ \frac{\overset{CCbbDD}{\text{кофейная}}}{CbD}\times\frac{\overset{c^ac^aBBDD}{\text{альбинос}}}{c^aBD}$$

$$F_1\ \frac{Cc^aBbDD}{CBD,\ CbD,\ c^aBD,\ c^abD}\times\frac{Cc^aBbDD}{CBD,\ CbD,\ c^aBD,\ c^abD}\ \text{(черные)};$$

$$F_2\ \frac{9CBD}{\text{черные}}+\frac{3CbD}{\text{кофейные}}+\frac{3c^aBD+1c^abD}{\text{альбиносы}}$$

Полагаю, что нет надобности подчеркивать, что фенотипически тождественное скрещивание кофейной собаки с альбиносом s^ac^abbDD не дает никаких новообразований ни в F_1, ни в F_2.

Так как альбиносы могут содержать в криптомерном состоянии различные гены, то поэтому, скрещивая цветную собаку с белой неизвестного генотипа, следует быть готовым к самым неожиданным «сюрпризам». В таких скрещиваниях от альбиноса могут быть привнесены любые гены, оказывающиеся причиной новообразований уже при первом скрещивании. Таким путем могут получаться черные, серые разных оттенков, желтые, пятнистые различных расцветок и т. д.

Явления наследования при альбинизме еще более осложняются тем, что помимо альбиносов разобранного выше генотипа могут встречаться альбиносы и другого сорта — с доминантным геном белой окраски w. Для облегчения понимания действия этого доминатного гена его можно сравнить с белой занавесью, наброшенной на стену (см. выше наши сравнения): из-за этой занавеси не видно, есть ли краска на стене, или нет. Ген W, редко встре-

чающийся у собаки, подавляет действие любого другого гена окраски; если даже есть и основной фактор окраски («маляр») и какой-либо ген — возбудитель определенного цвета («краска»), ген W («занавесь», закрывающая стену) не позволяет проявиться ни одному из генов окраски шерсти, как говорят, «прикрывает» действие других генов.

Интересно отметить, что у собак с белой шерстью может быть интенсивная пигментация кожи (южнорусские овчарки и др.), так что кожа может быть интенсивно черной, коричневой, пятнистой и т. д. Все окрашенные формы лишены этого гена, т. е. они являются формами ww.

Таким образом животное $WWCCBBDD$ будет белым, также, как и особь $w, w, c^a\ c^a\ BBDD$.

Наличие доминантно-белой окраски может явиться причиной рождения окрашенных потомков от скрещивания двух белых особей:

$$\frac{WwCCBBDD}{WCBD,\ wCBD} \times \frac{wwc^ac^aBBDD}{wc^aBD}$$

$$\underset{\text{доминантно белые}}{\underline{WwCc^aBBDD}} + \underset{\text{черные}}{\underline{wwCc^aBBDD}}$$

Такого рода явления обнаружены нами при скрещивании южнорусских овчарок и др.

Участие в скрещивании гена доминантно-белого цвета может обусловить еще большую сложность появления новообразований при скрещивании, являя пример запутаннейшего суммарного действия многих генов на один внешний признак.

ГЛАВА VIII

МНОЖЕСТВЕННОСТЬ ДЕЙСТВИЯ ГЕНОВ

Из изложенного мы видим, что один признак может обусловливаться многими генами. Генетика дает много доказательств и противоположного явления: один ген может вызывать несколько признаков. Некоторые гены обладают множественным действием.

Такие гены называются плейотропными (Пляте) или полифенными (Геккер).

У собак ныне известно уже несколько таких генов. Разберем некоторые из них:

1 .В отделе об изменчивости мы упоминали о дефектах в строении зубной системы нагой африканской (или египетской) собаки. Большинство зубов у нее недоразвивается, а оставшиеся зубы являются больными. В крайних случаях у этой собаки имеется лишь по одному коренному зубу с каждой стороны и несколько плохо развитых резцов. Немецкий ученый Пляте недавно установил (1925 и 1930), что недоразвитие зубной системы является побочным действием гена N, обусловливающего безволосость этой собаки. При этом ген N обусловливает вообще дефективность зубной системы, количество же зубов может при этом чрезвычайно

сильно варьировать. Вот несколько зубных формул нагих собак по данным Мажито, Корневен и Лесбра:

Таблица 8

Число зубов	Резцы		Клыки		Коренные		Общее число зубов
	Верхняя челюсть	Нижняя челюсть	Верхняя челюсть	Нижняя челюсть	Верхняя челюсть	Нижняя челюсть	
«Средняя норма» собак	3—3	3—3	1—1	1—1	6—6	7—7	42
Голая собака № 1 . . .	3—3	4—1	1—1	1—1	4—4	4—4	34
« » № 2 . .	3—3	3—2	1—1	2—2	2—2	3—2	24
« » № 3 (?) .	1—2	0—0	1—0	1—0	3—3	3—3	16
« » № 4 (?) .	2—3	1—1	0—0	0—0	2—2	2—2	15
« » № 5 (?) .	1—2	0—0	0—0	1—0	0—0	0—0	4

Как оказалось, этот ген является плейотропным, обусловливая одновременно следующие признаки:

1) нагота тела,
2) дефекты зубной системы и
3) «борзообразное» строение туловища.

II. Как пример плейотропного гена, можно привести и основной фактор окраски у самоедских собак, который не только является комплементом для окраски, но кроме того в гетерозиготных состояниях действует ослабляющим образом на красный пигмент, не затрагивая черного (Чеббес и Вридт, 1927).

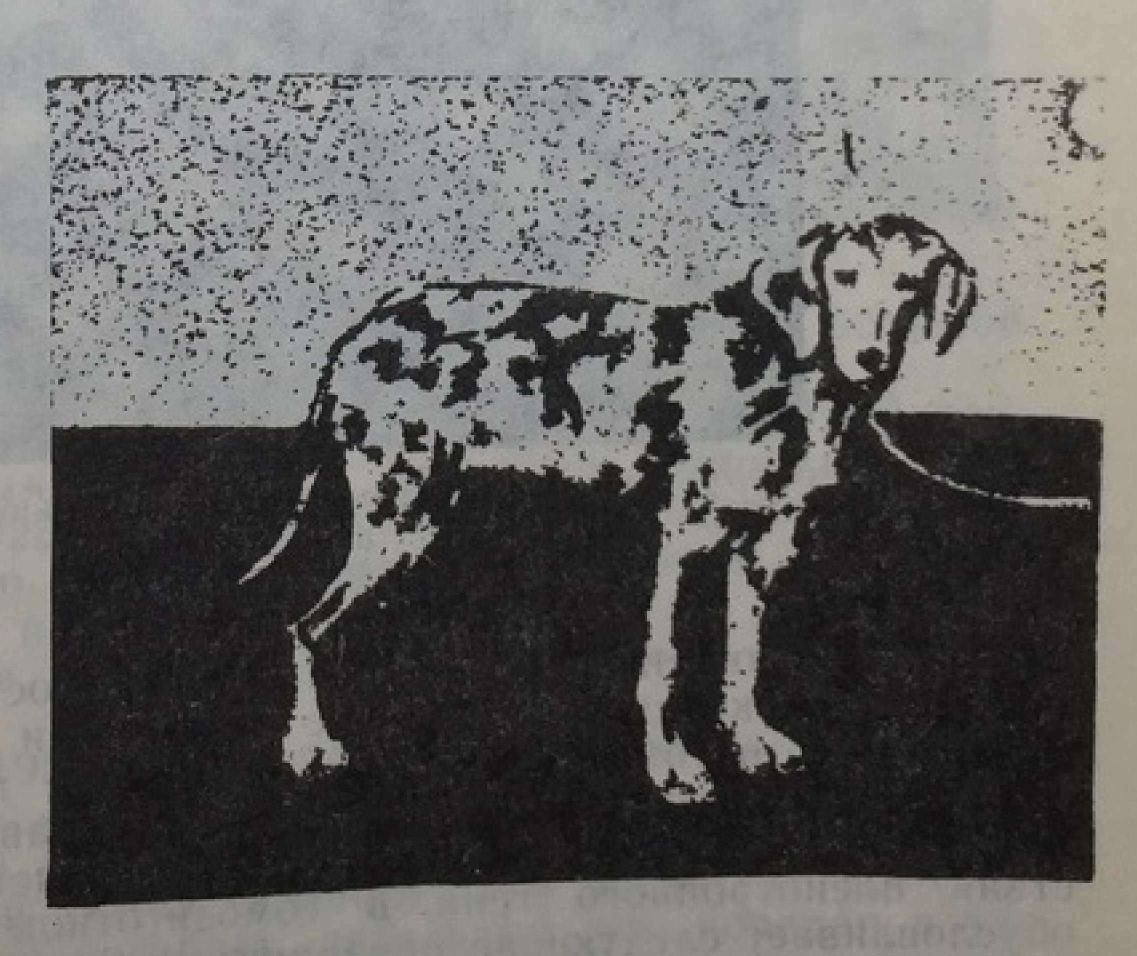


Рис. 21. Норвежская гончая «дункер» серо-пятнистая (тигровая). (Из Вридта, 1925).

III. Далее интересным является плейотропное действие генов белого цвета у борзых собак и у булль-терьеров.

Как указывали Губин и Основский (1896), встречающиеся чрезвычайно редко белые борзые непременно бывают глухими.

Аналогичное явление отмечено было еще Дарвином для кошек: белые кошки с голубыми глазами всегда глухи. Глухота

в этом случае повидимому связана с отсутствием пигмента и так называемом кориевом органе внутреннего уха.

Блэмей (Blamey, 1929) недавно сообщил о сходном явлении у булль-терьеров. Чисто белые булль-терьеры (рис. 20) являются глухими и в то же время вообще обладают пониженной жизнеспособностью. Повидимому и здесь мы имеем дело с плейотропным действием генов, обусловливающих белую окраску.

IV. Интересный плейотропный фактор был открыт норвежским ученым Вридтом у гончей из норвежской породы дункер.

Обычная расцветка этой собаки — серая, с большими темными пятнами и маленькими белыми отметинами (рис. 21). Эта рас-



Рис. 22. Норвежская гончая «дункер», «крапчатая» бело-пятнистая.
(Из Вридта, 1925).

цветка обусловливается гетерозиготным состоянием одного гена, почему при скрещивании с себе подобными эта собака дает расщепление в потомстве на: 25% черных с подпалами, 50% себе подобных 25% «крапчатых», белых с неправильными серыми пятнами (рис. 22 и 23. «Крапчатость» является результатом действия плейотропного гена в гомозиготном состоянии, который обусловливает следующие признаки:

1. «Крапчатость».
2. Микрофтальмия (малый размер глазных яблок).
3. Колобома (дефект радужины глаз).
4. Глаукома (повышение внутриглазного давления, влекущее за собой выпячивание глазного яблока и в конечном итоге — слепоту).

5. Слепота.
6. Голубой цвет глаз.
7. Часто — глухота.
8. Общая слабость организма и подверженность заболеваниям.
9. Ненормальности в половой жизни самок (редкое наступление течки и т. п.).

Такие собаки очень трудно выживают и нередко гибнут в результате рядя заболеваний и таким образом разбираемый плейотропный ген «крапчатости» как бы подготавливает почву для гибели собак. Поэтому подобные гены называются полусмертельными, или «семилетальными» (семи-полу; летальный — смертельный). Этот же самый ген встречается у таксов (анкер) и повидимому у немецких догов.

Такие семилетальные гены вместе с истинными летальными (смертоносными) генами образуют особую группу генов, действую-

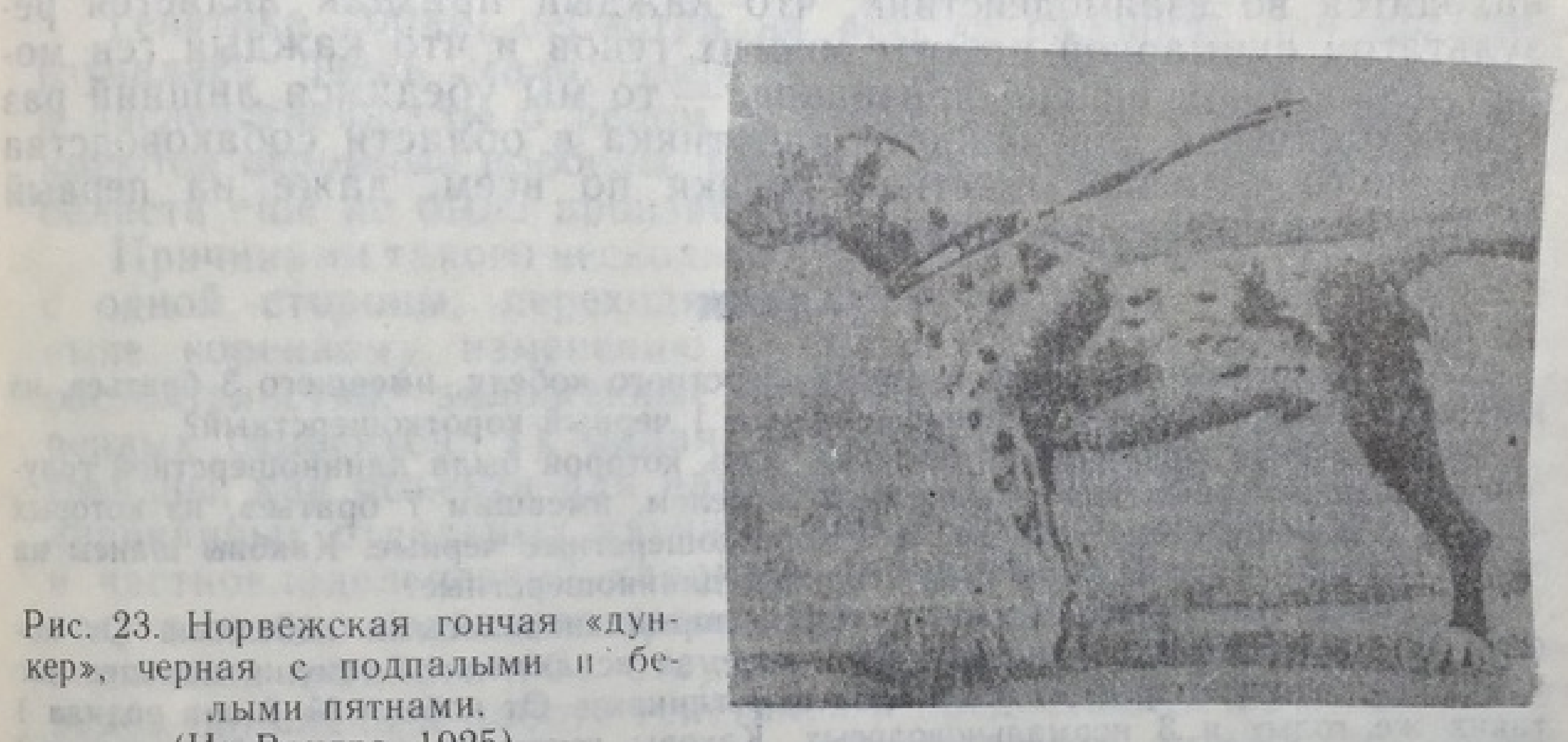


Рис. 23. Норвежская гончая «дункер», черная с подпалыми и белыми пятнами. (Из Вридта, 1925).

щих лишь в гомозиготном состоянии. Они представляют большой практический интерес ввиду их вреда.

V. К числу семилетальных генов относится рецессивный ген, вызывающий щель в мягком нёбе у бульдогов, открытый тоже Вридтом (1919 и 1925). Подобный же признак встретился нам в Москве у английского бульдога. Ткие щенки вскоре по рождении погибают, так как при сосании молоко вытекает через щель в нёбе и через носовое отверстие наружу, и щенки сдыхают от голода.

В недавнее время (1929) Вридт открыл точно такой же ген у пекинских собачек.

Семилетальные гены являются переходом к летальным генам. Тогда как при наличии семилетального гена животное все-таки рождается и лишь после погибает, летальный ген, попадая в зиготу в двойных дозах, убивает ее или с момента оплодотворения, или на самых ранних стадиях развития.

VI. Таким летальным геном является ген короткохвостости который, как показал Вильморэн (1913), очевидно убивает зиготу, находясь в ней в двойной дозе, следствием чего является невозможность выведения гомозиготных бесхвостых щенков. Клод-

ницкий и Шпетт (1925) кроме того показали, что остающиеся в живых короткохвостые собаки нередко обладают пониженной жизнеспособностью.

Число летальных и семилетальных генов, известных у собаки, пока невелико. Но нет никаких сомнений в том, что оно значительно увеличится при дальнейшей научной работе с осбакой. Но и те данные, какими мы ныне располагаем, имеют немалое значение для практики собаководства.

Заканчивая настоящую главу, мы должны подчеркнуть что действия всех генов безусловно многообразны и, строго говоря, не может быть резкого разделения на плейотропные и неплейотропные гены. Видимая же простота действия того или иного гена является лишь результатом недостаточности наших современных научных знаний — действительность как всегда, гораздо сложнее. Если же мы учтем, что все гены с их плейотропным действием находятся во взаимодействии, что каждый признак является результатом суммарной работы многих генов и что каждый ген может действовать на ряд признаков, — то мы убедимся лишний раз в необходимости для каждого работника в области собаководства детального усвоения генетики собаки по всем, даже на первый взгляд незначительным признакам.

ЗАДАЧИ

№ 15. Каков генотип черного короткошерстного кобеля, имевшего 3 братьев, из которых 2 были кофейные длинношерстные и 1 черный короткошерстный?

№ 16. Черная короткошерстная сука, мать которой была длинношерстной голубой, повязана черным короткошерстным кобелем, имевшим 7 братьев, из которых 4 были длинношерстные голубые, а 3 короткошерстные черные. Каковы шансы на то, что щенки от такой вязки будут голубые длинношерстные?

17. Голая сука скрещивалась с двумя нормальноволосыми кобелями. От кобеля № 1 она принесла 8 щенков: все голые, за исключением темени, пальцев ног и кончика хвоста, покрытого немногими шерстинками. От кобеля № 2 она родила 4 таких же голых и 3 нормальноволосых. Каковы генотипы родителей и щенков? Можно ли, спаривая нормальноволосых щенков между собой, получить голых?

18. От скрещивания 2 черных родились черные, кофейные и голубые щенки. Каковы генотипы родителей? В каких отношениях должны родиться щенки разных фенотипов?

19. От скрещивания белой суки с зонарно-серым кобелем родились щенки черные и черно-пятнистые, зонарно-серые и зонарно-серые с белыми пятнами. Каковы генотипы родителей? Каковы ожидаемые отношения при расщеплении?

№ 20. От скрещивания белой суки с черным кобелем родились 8 зонарно-серых щенков. Каковы генотипы родителей?

21. Белая сука повязана с голубым кобелем. Родились черные и белые щенки. Каковы генотипы родителей?

№ 22. От скрещивания рыжей суки с белым кобелем родились черные, тигровые и белые щенки. Каковы генотипы родителей? В каком отношении должно ожидаться появление указанных окрасок?

№ 23. От скрещивания белой собаки с голубой родились черные, кофейные, чернопегие и кофейнопегие щенки; голубых и белых ни в одном из последующих пометов не было. Каковы генотипы родителей? Каковы ожидаются цифры расщепления?

ЧАСТЬ III
НАСЛЕДСТВЕННЫЕ СВОЙСТВА СОБАК

(Частная генетика собаки)

Ознакомившись вкратце с некоторыми основными и общими закономерностями в наследовании признаков у собак, обратимся теперь к частному разбору отдельных наследственных свойств нашего животного.

Генетика собак, несмотря на всю ее важность для практики, изучалась очень мало. Наряду с громадным развитием науки о наследственности в целом в наших знаниях по генетике собак имеются огромные пробелы. Больших систематических работ в этой области еще не было произведено.

Причинами такого несколько странного положения дел являются, с одной стороны, переходящие обстоятельства, подвергающиеся ныне коренному изменению у нас в СССР, с другой стороны, обстоятельства, заложенные в самой природе собаки. К числу первых относятся: 1) малая доступность собаки, ввиду ее дороговизны, как объекта для научной работы ученого генетика, в изолированных отдельных научных лабораториях, 2) раздробленность и частновладельческий характер собаководства и в связи с этим отсутствие до недавнего времени крупных обобществленных собаководческих хозяйств и 3) отсутствие желания и даже боязнь собаководов привлечь к работе генетиков и предоставить им возможности для работы. К числу вторых обстоятельств можно причислить относительную (по сравнению с кроликами, мышами и т. д. медленность размножения и сложность воспитания собак.

Всеми этими обстоятельствами и объясняются случайность и несистематичность исследования генетики собаки. Столь важные с практической точки зрения признаки собаки, как признаки телосложения и физиологические свойства, остались пока почти не затронутыми научным анализом. Все это еще дело будущего.

Ознакомление с наследственными свойствами собаки мы начнем с наиболее изученных признаков — окраски и расцветки.

ГЛАВА IX

ТИПЫ ОКРАСКИ И РАСЦВЕТКИ ШЕРСТИ

Изучение генетики окраски имеет немалое значение в служебном и охотничьем собаководстве.

1. Прежде всего ввиду наибольшей доступности окраски для генетического исследования эта область служит п е р в ы м п о д-

ступом к изучению генетики собаки. При этом мы распознаем общие закономерности наследования у собак, убеждаемся в применимости общих законов наследования и т. д.; здесь мы зачастую получаем возможность установить основные группы совокупно наследующихся признаков, не зависящих от других групп признаков, так называемые группы сцепления и т. д.

2. Окраска и расцветка имеют значение как один из элементов экстерьера собаки. Определенные окраски у служебных собак играют роль защитных окрасок, скрадывающих животное во время его работы. К таковым относится вольчье-серая окраска немецких овчарок и лаек и т. п. В противоположность этому другие окраски являются резко бросающимися в глаза, как например белая окраска при работе собаки на темном фоне, но в тоже время защитными на другом фоне — белая на снегу. Изучение их наследования может иметь значение в деле борьбы с вредными для работы окрасками. В любительском спортивном собаководстве окраска как элемент экстерьера имела также огромное значение, как свойство, имеющее зачастую решающее значение при оценке собаки.

3. Окраска в ряду других признаков является нередко одним из показателей конституциональных особенностей организма. Несмотря на малую изученность этой проблемы, тем не менее не следует забывать указанного обстоятельства. На многих животных открыты удивительные связи определенных типов окраски с продуктивностью и рабочими качествами. Вспомним хотя бы глухоту чисто белых борзых собак или общую ослабленность конституции у белых бульльтерьеров, или общую ослабленность жизнедеятельности «крапчатых» норвежских гончих дункер (см. выше, гл. 5 ч. II).

Вообще говоря, форма неразрывно связана с функцией, форма и функция представляют собою как бы две стороны одного и того же явления. Диалектика учит нас, что там, где мы не нашли еще связи формы с функцией, мы должны ее искать. Поэтому наследование окраски приобретает еще болшее значение, так как окраска может быть как бы индикатором жизнедеятельности организма и играть роль так сказать индикаторного признака.

4. Знание генетики окраски сыграет большое значение как один из методов определения и проверки ближайшего родства (родители—дети) собак при записи в родословные книги. Если например собаковод предлагает для записи собаку с доминантной окраской в качестве потомка от двух рецессивных по окраске собак, можно определенно утверждать о возможном обмане или случайной вязке. В нашей практике был случай с доберманами, в котором благодаря знанию генетики окраски мой ученик В. Г. Голубев смог предположить и затем доказать неправильность сведений, сообщенных для записи в родословные книги.

Все вышеизложенное застявляет нас с большим вниманием относиться к изучению генетики окраски собак.

* *
*

В общем понятии «окраска» различают: собственно окраску или цвет и расцветку или рисунок.

Под собственной окраской понимают цвет шерсти, цвет кожи и цвет глаз, оговаривая отдельно, о чем идет речь. В дальнейшем в настоящей главе будет итти речь только об окраске шерсти, окраске же глаз будет посвящена глава 2-я.

Под расцветкой (Zeihnung—по-немецки, pattern — по-английски и le dessin — по-французски) понимают тот рисунок, который образуют разные окраски на теле одной особи в своем взаимном расположении. Собаки, окрашенные сплошь в один цвет, при этом обозначаются как одноцветные или сплошноокрашенные. При наличии двух цветов шерсти на теле одной особи говорят о двухцветных, трех цветов — трехцветных собаках.

Такое распределение пигмента по шкуре, при котором наряду с участками кожи, покрытыми пигментированными волосами, имеются поля большего или меньшего протяжения, обладающие волосами, вполне лишенными пигмента, т. е. белыми, — обозначается общим именем белой пятнистости, или просто пятнистости (пегости).

Это общее понятие включает в себя: собственно пятнистость и так называемые белые отметины. Под словами «белые отметины» понимают беспигментные участки кожи с белыми волосами небольшой площади, наблюдающиеся у в общем сплошь окрашенных животных.

Полное отсуттвие пигмента в белых участках накожного покрова пятнистых животных всполне сходно с тем, что наблюдается во всей коже полных альбиносов, это и дает основание относить бело-пятнистых животных к числу частичных альбиносов. Естественно возникает вопрос: имеется ли генетическая общность полного и частичного альбинизма, или нет? Если наследование частичного альбинизма обусловливается теми же факторами, что и наследование полного альбинизма, но только ограниченными в своем действии определенной площадью, то при скрещивании пятнистых животных с полными альбиносами следовало бы ожидать только рождения альбиносов — либо полных, либо частичных. Опыты, поставленные Дэрбишайром (Darbyshire, 1902), показали неправильность этого предположения: при скрещивании пятнистой мыши и альбиноса рождались исключительно одноцветные потомки. То же самое было получено нами при скрещивании черно-пегих и белых лаек. Следовательно наследственные факторы, обусловливающие полный и частичный альбинизм, в корне различны и относятся к разным аллеломорфам.

Пятнистость и отметины являются одним из очень распространенных признаков среди животных вообще и собак в частности. Уже в древнем Египте были пятнистые собаки, что доказывается нахождением их изображений на памятниках старины.

Появление пятнистых форм является следствием того, что пигмент исчезает в каких-либо местах накожных покровов и таким образом возникают белые участки кожи. Мои исследования показали (Ильин, 1928), что процесс исчезновения пигмента (депигментация), ведущий к образованию пегих форм, протекает строго закономерно. Можно убедиться, что различные участки кожи неоднородны в отношении к процессу депигментации: исчезновение пигмента обычно начинается в строго определенных местах кожи

и только в них. Просматривая большие серии животных, можно видеть, как депигментация, начавшись в определенной точке, распространяется на соседние участки кожи, и таким образом имеющееся у одного животного маленькое белое пятнышко постепенно и последовтельно (у различных животных) превращается в большое белое пятно.

Эти строго определенные точки тела получили название н а ч а л ь н ы х т о ч е к д е п и г м е н т а ц и и (Ильин, 1928), сокращенно: *нтд*. Распределение главнейших из них у собаки дается на прилагаемом рисунке-карте (рис. 24).

Удивительно, что, несмотря на все различие пятнистостей, у разных животных имеется некоторая общая схема распределения по туловищу и т. д., в той или иной степени уклоняющаяся у отдельных видов.[1] Все *нтд* парны, будучи расположены симметрично на противоположных сторонах тела, но отдельные точки

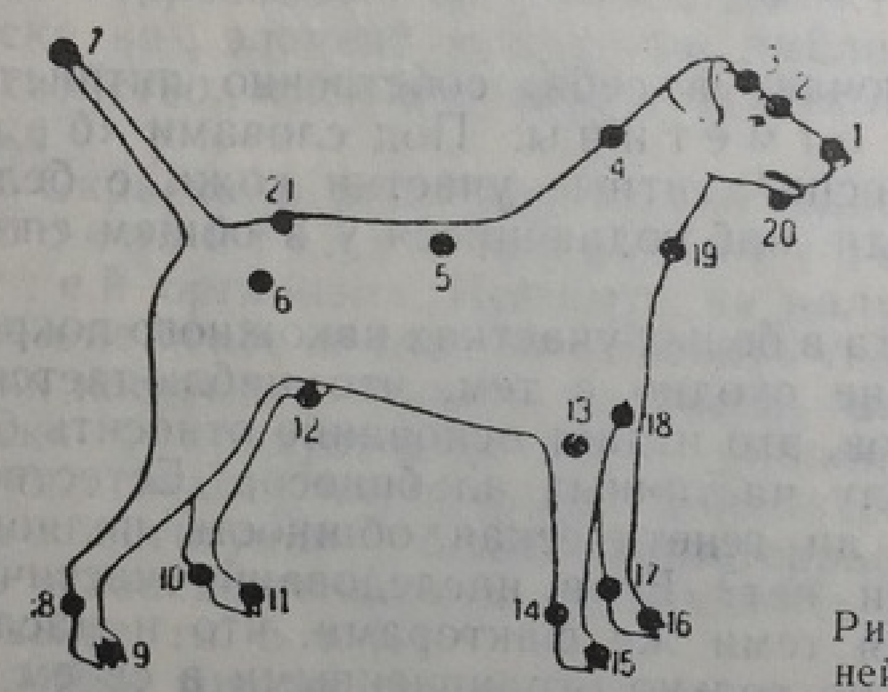


Рис. 24. Карта распределения главнейших начальных точек депигментации у собак.

могут встречаться отдельно, показывая большую или меньшую независимость от своих партнеров противоположной стороны.

Каждая *нтд* обусловливает депигменатцию строго определенного участка кожи, зываемого п о л е м д е п и г м е н т а ц и и данной *нтд*. В случае слабого функционирования *нтд* поле депигментации ее мало и может быть совершенно изолированным от других белых пятен. При дальнейшем же увеличении площади, депигментированной вокруг данной *нтд*, поле депигментации ее может слиться с полем депигментации соседней точки, и таким образом может возникнуть большое белое пятно, образование которого связано с двумя или даже большим количеством точек. Таким образом между собакой, имеющей все *нтд*, но с малыми полями депигментации (соответственно малыми белыми пятнами), и собакой, имеющей огромные белые пятна (соответственно огромные поля депигментации), среди которых затеряны пигментированные участки в виде отдельных маленьких островков, — между этими собаками нет принципиально качественной разницы, но лишь разница количественная. Поэтому и ту и другую собаку мы должны называть

[1] См. подробнее: И л и н Н. А., Распределение и наследование белых пятен *нтд*. Труды лаборатории Московского зоопарка, т. IV, 1928 г.

например «черной с белыми пятнами», но не отличать вторую собаку названием «белой с черными пятнами» (хотя с житейской точки зрения это будет правильнее). Сравните например рисунок 25.

При этом следует отметить, что некоторые места на шерсти пятнистых животных являются особенно устойчивыми в сохранении пигмента при образовании пятнистых форм (пигментные центры). К таким местам относятся например концы ушей и основание хвоста, которые очень часто остаются пигментированными и тогда, когда вся остальная шкура является уже чисто белой; с этим мы встречаемся у многих наших лаек (рыжие или черные уши), фокс-

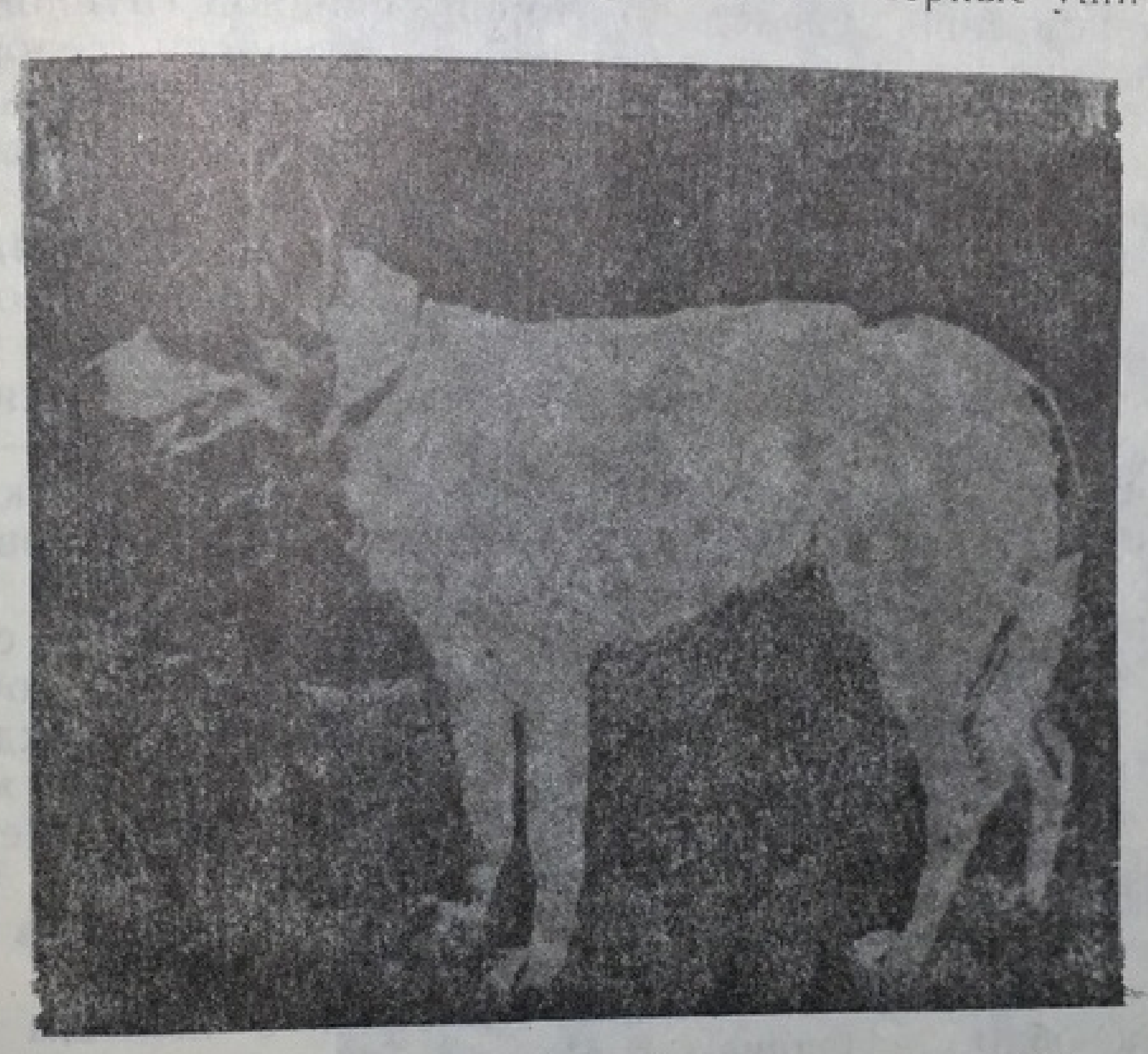


Рис. 25. Черно-пятнистая, почти белая немецкая овчарка. (Ориг.).

терьеров, ибицких борзых (красно-бурые уши), жесткошерстных гончих и др.

Насколько сложными оказываются узоры пятнистости при анализе ее с точки зрения начальных точек депигментации и пигментных центров, настолько же сложным является и наследование этого свойства. Самый факт наличия пятнистости обусловливается обычно одним простым геном, при наличии которого и может образоваться пятнистость. Пятнистости в отношении к этому гену бывают двух родов: рецессивных и доминантных. Но кроме этого гена в образовании расцветки, узора, пятнистого животного несомненно принимают участие еще и другие гены, обусловливающие развитие тех или других начальных точек депигментации или совокупности *нтд*. Одни начальные точки депигментации как например точки белых пятен на ногах, спине и т. д., являются доминантными; другие, как например точки белых пятен на кончике носа, ушах, бедрах и т. д., рецессивны. Если принять во внимание возможность наследственных видоизменений протяженности полей

депигментации отдельных *нтд*, то мы увидим, что причудливые узоры пятнистых животных являются следствием совокупного действия целого ряда различных наследственных факторов.

Белая пятнистость в той или другой форме является самой распространенной, истинно универсальной расцветкой среди разных пород собак.

Остальные расцветки встречаются гораздо реже и приурочены к немногим породам. Поэтому рассмотрение их мы и будем производить в соответствующих местах нашего дальнейшего изложения.

Упомянем лишь сейчас, что второй основной группой расцветок является сочетание разных форм «темной» окраски (серого, черного, кофейного или голубого) с желтыми или рыжими пятнами.

Среди таких расцветок можно выделить две основных: наличие подпал и разного вида желтые пятнистости.

Под словами «подпалы» подразумевают огненно-рыжие («подпаленные») или желтые пятна, расположенные в строго определенных местах туловища: у глаз, на нижней части морды, на губах, на ногах снизу и нижней части груди. Если основной фон черный, собаку называют «черно-подпалой», кофейный — «кофейно-подпалой» и т. д. Типичнейшим примером этой расцветки является доберман-пинчер. Эта расцветка столь типична и в основном устойчива, что еще Чрльз Дарвин сделал попытку (1868) сформулировать правило, согласно которому «черные собаки с желтыми ногами, к какой бы породе они ни принадлежали, почти всегда имеют желтые пятна на верхнем и нижнем углах каждого глаза, и губы их всегда окрашены обыкновенно в тот же цвет». Это правило и ныне имеет свою ценность, следует лишь иметь в виду и существование немалого числа исключений из него. Во всяком случае желтый цвет ног и глазных пятен находится в известном соотношении.

Второй тип расцветок темной окраски с желтым обозначен нами выше общим названием ж е л т а я п я т н и с т о с т ь. Эта довольно сборная группа, в некоторых случаях недостаточно хорошо анализированная, включает в себя разного вида тигровые, струйчатые, полосатые и другие расцветки. С этими расцветками мы познакомимся ближе в последующем изложении, а теперь, предпослав некоторые общие замечания об окраске и расцветке, перейдем к ознакомлению с главнейшими наследственными типами окраски и расцветки у разных пород собак, далеко не ставя своей задачей исчерпывающего перечисления всех окрасок всех пород.

ТИПЫ ОКРАСОК СЛУЖЕБНЫХ СОБАК

К служебным собакам причисляют прежде всего: доберман-пинчера, немецкую овчарку, эрдель-терьера, ротвайлера, ризеншнауцера, боксера — из заграничных пород и лайку и южнорусскую и кавказскую овчарку — из пород СССР (рис. 26 и 27). Генетика служебных собак доныне совершенно не изучалась. В мировой литературе нет ни одной большой научной работы, посвященной генетике указанных выше пород: есть лишь одна небольшая заметка Ч е б б с а и В р и д т а (1927), посвященная генетике

белой окраски самоедской собаки, могущей быть причисленной к группе лаек, и наша работа (Ильин, 1931) по наследованию окраски шерсти доберман-пинчера.[1] Нижеизложенные данные по генетике служебных собак являются результатом нашей работы в научно-исследовательской кюнологической лаборатории (НИКЛ).

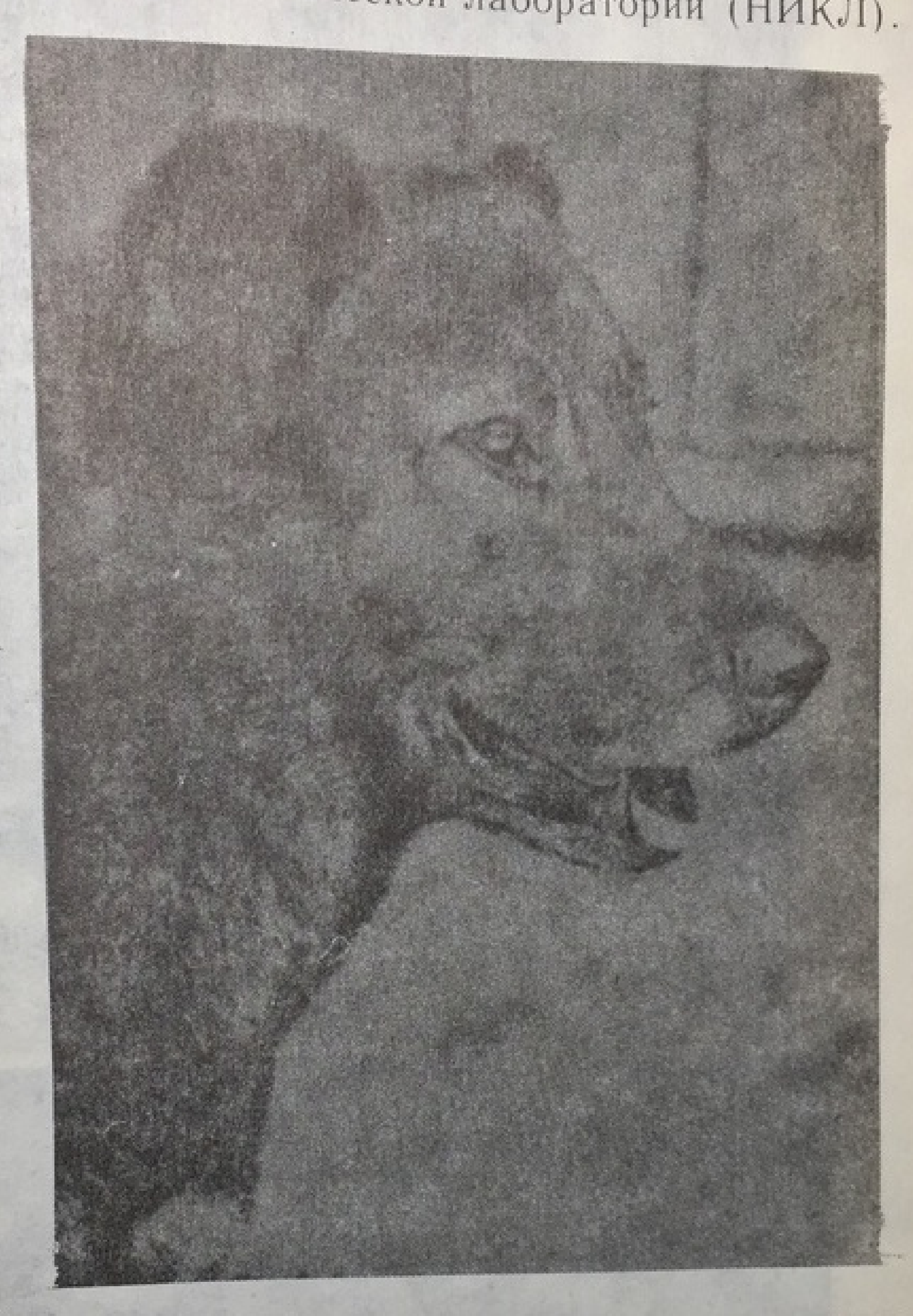


Рис. 26. Кавказская овчарка «Гром». (Ориг.).

РККА.[2] Генетический анализ эрдель-терьеров, ризен-шнауцеров и кавказских овчарок еще не закончен, почему данные о них ниже не приводятся.

Основные цвета, встречающиеся у служебных собак — черный, кофейный и голубой. Черный цвет встречается среди немецких овчарок (рис. 28), доберман-пинчеров (рис. 29), ротвайлеров, ризен-шнауцеров, лаек и изредака у боксеров. Кофейный цвет встречается у доберманов и очень редко у лаек; что касается ротвайлеров, мне известен редкий случай рождения типичных ротвайлеров кофейного цвета (один из них, осмотренный мною,

[1] Ильин, Н. А. Наследование окраски у доберман-пинчера. Труды Ленинской Академии по динамике развития, т. VI, 1931 г.

[2] Подробное изложение результатов этих работ публикуется ныне в специальных научных трудах

Рис. 27. Эрдель террьер «Адам». (Ориг.).



Рис. 28. Черная немецкая овчарка. (С немецкого оригинала).

принадлежит Н. Сергееву), родившихся от двух обычных черных; из 8 щенков в помете 2 были кофейные, остальные, как обычно, черные. Голубой цвет у служебных собак встречается только у доберманов. Во время экспедиции кюнологической лаборатории в область Коми (1929) был обнаружен голубой цвет у нескольких местных собак, но повидимому это были не чистые лайки, а гибриды их с пришлым материалом.

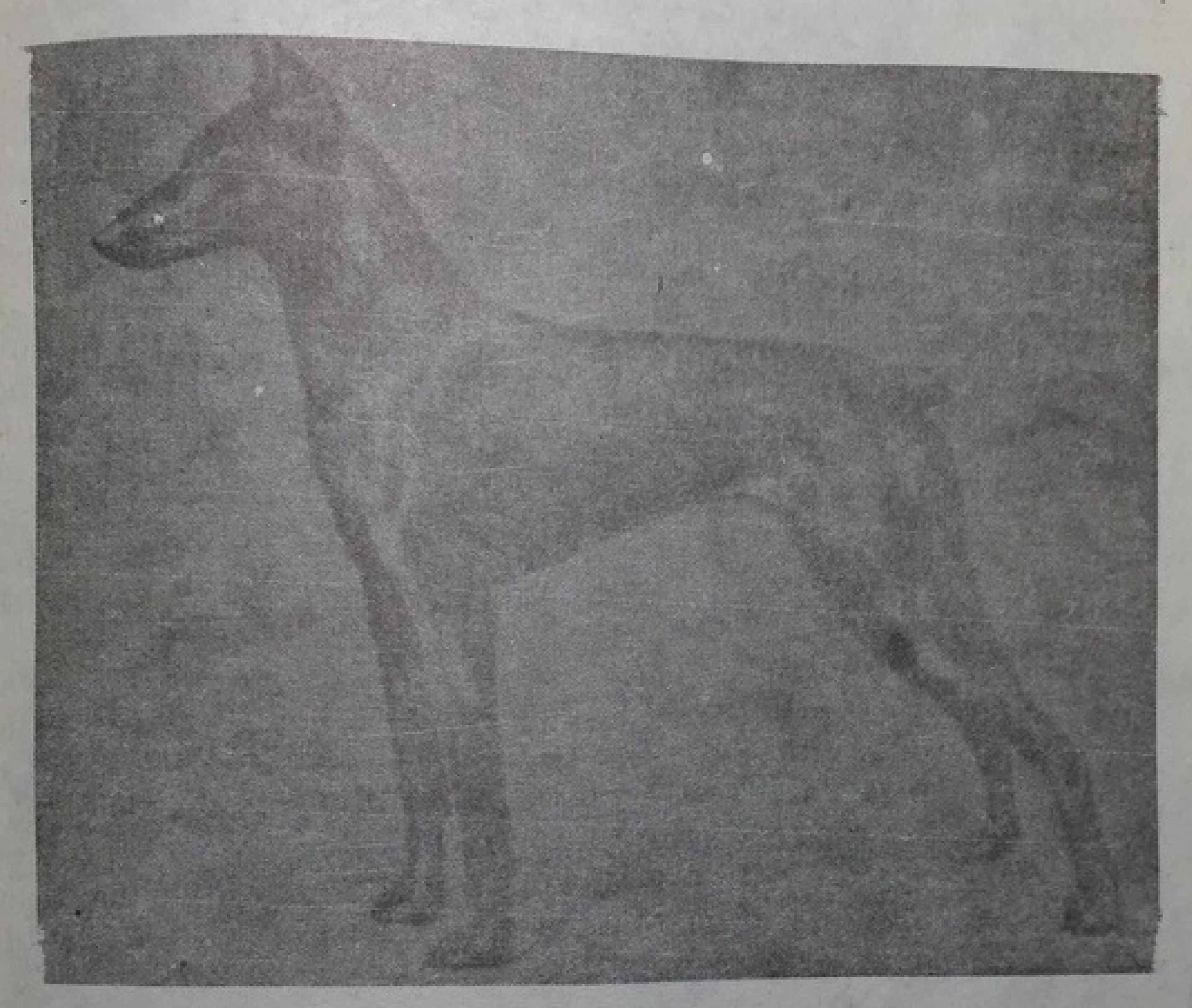


Рис. 29. Черный с подпалами доберман-пинчер. Подпалы на рисунке незаметны. (С фотографии, переданной А. Н. Мазовер).

В наследовании упомянутых трех основных окрасок участвуют 2 аллеломорфы:

I	B	>	b	
	черный цвет		кофейный цвет	(B — от английского слова black — черный)
II	D	>	d	
	усилитель		ослабитель, переводящий черный в голубой	(d — от английского слова dilute — разбавленный ослабленный)

Проявление генов этих окрасок легче всего может быть проанализировано у доберманов, у коих все они встречаются.

Ген B в присутствии гена D вызывает полную, интенсивную пигментацию волос.

Ген b обусловливает общее ослабление пигментации отдельных волос по сравнению с пигментацией черного волоса. При этом

пигмент одинаково развит и в наружном, так называемом **к о р к о в о м** слое волоса и в сердцевине его — **м я к о т н о м** слое (рис. 30).

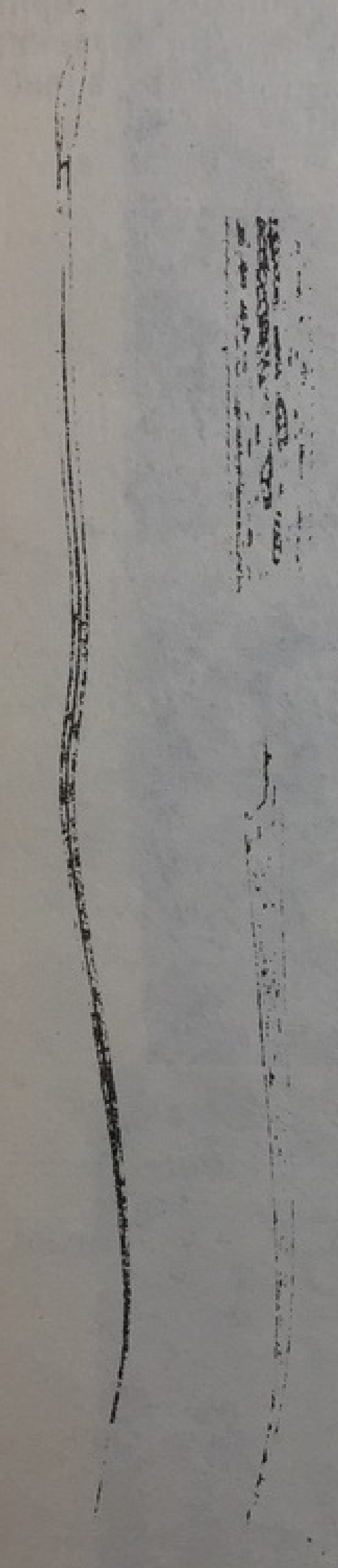


Рис. 30. Микроскопическое строение волоса кофейного доберман-пинчера. (Ориг.).

Ген *d* действует совершенно по-иному. Почти не затрагивая пигмента мякотного вещества, он обусловливает своеобразное распределение пигмента в корковом веществе в виде отдельных зерен и глыбок; при этом здесь образуются участки, лишенные совершенно пигмента. Черный пигмент мякотного слоя, рассматриваемый через беспигментную «мутную» среду коркового слоя, создает впечатление стально-голубоватого цвета. Что черный предмет при рассмотрении его через полупрозрачную, «мутную» среду выглядит голубым, можно убедиться, рассматривая раствор туши, накрытый матовым стеклом, или же достаточно вспомнить синий цвет щек и подбородка мужчины при начале роста волос вскоре после бритья.

Своеобразный черный цвет ризен-шнауцеров представляет собою результат перемешивания черных волос с белыми («серебристость», чалость) или же особый (ослабленный под влиянием соответствующего гена?) оттенок обычного черного цвета.

У немецкой овчарки, лайки и кавказской овчарки мы встречаемся с характерным «серым» цветом разных оттенков (рис. 31, 32 и 33). Наиболее типичная окраска получила название вольчье-серой или зонарно-серой. Образование этой окраски вызывается доминантным геном *A*, всегда отсутствующим у черных, кофейных и голубых собак.

Ген *A* является геном, распределяющим по волосу пигменты, обусловленные другими генами (*B*, *b*, *D*, *d*...). Наличие гена *A* вызывает образование на цветном волосе характерной перевязи, с менее слабой пигментацией. Цвет этой перевязи или зоны, колеблется у разных генотипов от интенсивно рыжего или интенсивно желтого через светложелтый до белесого. В результате присутствия этой перевязи по длине волоса образуются зоны, окрашенные в разный цвет; в типичном случае яркой волчье-серой окраски чередуются следующие зоны: черный кончик—желтая зона—черная зона—ослабленное по окраске основание. Такого рода волос с чередующимся по длине его разными пигментированными зонами получил название зонарного волоса типа **а г у т и** (agouti) — по имени американского зверька, имеющего такие волосы в типичном проявлении.

Цвет зон зонарного волоса, также как и их число, может быть различным в зависимости от других генов. Так собака *A A B B D D*,



Рис. 31. Зонарно-серая немецкая овчарка «Аза». (Ориг.).

Рис. 32. Кавказская овчарка «ахалцихского типа» «Шаль» 2 года 6 месяцев. (ориг. с фотографии собаки Московского зоопарка, переданной Павловским).

с доминантными генами черного цвета, имеет зоны: черный — зонарно-серый, как указано выше. Собака *A A B B d d* имеет зоны: черный — серебрянный (голубой) — желтый. Собака *A A b b* имеет зоны: кофейный (интенсивный или ослабленный) — желтый и т. д.

Итак, у только что перечисленных генотипов при изменении типичного цвета волос желтая зона оставалась неизменной. Но в действительности, как уже упомянуто, интенсивность желтой



Рис. 33. Кавказская овчарка «тушинского типа» «Иза» 3 лет. (Ориг. с фотографии собаки Московского зоопарка, переданной Павловским).

зоны может колебаться от яркожелтого до светложелтоватого и даже до почти совсем белого (грязно-белого).

Как показали наши работы по скрещиванию волка с собакой в Московском зоопарке,[1] большие степени интенсивности окраски слабо пигментированной перевязи на зонарном волосе соответственно рецессивны по отношению к меньшим степеням интенсивности окраски перевязи. Наследование интенсивности окраски желтой перевязи — независимо от наследования других признаков.

---

[1] Труды Ленинской Академии по динамике развития (печатается), т. VII, 1913 г.

Мы видим следовательно, что пигментация зонарного волоса является результатом суммарного действия нескольких генов, и поэтому понятно, что изменение генотипа по этим генам является причиной большого многообразия внешнего вида окрасок зонарных собак. Так например среди зонарных немецких овчарок, встречаются так называемые чепрачные, своеобразно тигровые, желто-зонарные, светлобелесые и т. д.; все эти окраски являются результатом совокупного действия гена зонарности и ряда различных генов-модификаторов. Общим для всех зонарных собак однако является наличие в шерсти в большем или меньшем количестве волос зонарного типа.

Зонарно-серая окраска является наиболее часто встречающейся у распространеннейших служебных собак — немецких овчарок, а также и у лаек.



Рис. 34. Чепрачная зонарно-серая немецкая овчарка. (С немецк. ориг.).

Среди немецких овчарок, помимо зонарных и разобранных выше черных, встречается еще своеобразная окраска, приближающаяся частично к зонарной: чисто черная с рыжими подпалами, упомянутая в вводной части настоящей главы; также черно-подпалые обычны среди лаек и обязательны для доберман-пинчера и ротвайлера. У черно-подпалых собак тоже встречаются отдельные волоски, приближающиеся по пигментации к типу зонарных, но они приурочены лишь к подпалам.

Не следует однако путать резко ограниченные и ясно выраженные подпалы от слабо и нечетко выделяющихся более светлых участков шерсти в тех же местах у зонарных (в частности наиболее резко — у чепрачных) собак (рис. 34); последнее является лишь побочным результатом действия гена зонарности.

Генетические исследования черно-подпалой окраски показали, что ген этой окраски составляет одну аллеломорфу с геном черного цвета. Черный цвет доминирует, хотя и не полно, над черным с подпалами: гетерозиготы оказываются черными, но в некоторых случаях обладают ничтожным количеством желтых волосков за ушами и на нижней части морды:

$a > a^t$ t — начальная буква английского слова *tan*, что значит — загорелый, подпалый

В то же самое время опыт показал, что черный с подпалами при скрещивании с зонарным ведет себя точно так же, как и при скрещивании с черным: в первом поколении гибридов непроявляется, а во втором поколении выщепляется в числе 25% при прямом и 50% при обратном скрещивании.

$$A > a^t$$

Следовательно черный с подпалами рецессивен по отношению к черному и по отношению к зонарному. Кроме того мы уже знаем, что зонарный и черный также составляют менделевскую пару:

$$A > a$$

Таким образом здесь мы встречаемся с тремя генами: A, a, a^t, каждая пара из которых:

A и a;

A и a^t;

a и a^t;

представляет собою менделевскую пару генов, или аллеломорфу, т. е. один из генов доминирует над другим и дает моногибридные расщепления.

Такие группы генов (в нашем случае — 3 гена), из которых любая взятая пара генов представляет собою менделевскую аллеломорфу, носят название множественных аллеломорф. В некоторых случаях множественные аллеломорфы состоят из 10 и даже большего числа наследственных факторов. Пользуясь буквенными обозначениями, мы можем изобразить множественную аллеломорфу в виде одного ряда, расположив гены в порядке их доминантности:

$$\text{III. } A > a > a^t$$

У немецких овчарок мы встречаемся со всеми тремя генами. У лайки мы обнаружили то же самое. Доберман-пинчеры обладают лишь геном подпалости; все доберман-пинчеры имеют формулу: $a^t a^t$. Очень редко попадаются особи, называемые доберманами, лишенные совершенно подпал; как правило, эти собаки не представляют собою чистых доберманов, а являются гибридами.

Следует при этом отметить, что наличие подпал у доберман-пинчера повидимому генотипически не тождественно с наличием подпал у немецких овчарок, сеттеров и лаек. Так при скрещивании черно-подпалых доберман-пинчеров с серо-зонарными немецкими овчарками рождающиеся гибриды обладают подпалами, близкими по типу (но не тождественными) к подпалам доберман-пинчера; подпалы эти у гибридов однако обычно широки и расплывчаты по цвету: менее интенсивны, чем подпалы доберманов, но более интенсивны, чем окраска соответствующих мест (щеки, губы и т. д.) зонарных немецких овчарок. Таким образом можно полагать, что наличие подпал у доберман-пинчера доминирует над зонарностью немецких овчарок:

$$a^t > A;$$

в то время как при скрещивании немецких овчарок и сеттеров (см. ниже § 5), и также волко-собак, мы имеем дело повидимому с парой:

$$Ara^t.$$

Если это так, то мы возможно имеем дело с четверной аллеломорфой:

$$A^t \ rA \ ra \ ra^t$$

Интенсивность окраски подпал у черно-подпалых, кофейно-подпалых и т. д. варьирует от цвета красного дерева (преимущественно доберманы и ротвайлеры) через ржаво-красный и красно-коричневый до желтого и светложелтого и даже серовато-белого и почти чисто белого цвета (последние два у черно-подпалых лаек и немецких овчарок; не путать с зонарными собаками).

Интенсивность окраски подпал наследуется тем же способом, что и интенсивность окраски желтой перевязи на зонарных волосах, т. е. ослабление доминирует над более усиленными, более интенсивными оттенками.

У всех собак разобранных выше окрасок и расцветок — черных, кофейных, голубых зонарных и черных с подпалыми — мы наблюдаем в той или иной форме проявление черного пигмента. Но, помимо фенотипов с черным пигментом, среди служебных собак встречаются и особи с красным пигментом. Сюда относятся различных оттенков «красные» собаки: рыжие, желтые, палевые и т. п. Среди немецких овчарок изредка встречаются желтые индивиды (рис. 35 и 36); среди доберманов и ризен-шнауцеров — так называемый изабелла, т. е. светложелтые, палевые особи; среди лаек из некоторых местностей рыжий и желтый цвет также нередки. У боксеров красный цвет является одним из наиболее распространенных и встречающимся в различных оттенках: от темнокрасного через желто-красный до светложелтого.

Наследование желтого или красного цвета обусловливается особым рецессивным фактором e; у всех форм, содержащих черный пигмент, присутствует обязательно E.

$$E > e$$

Все желтые собаки являются *ее* (рис. 35 и 38).

Подавляющее большинство немецких овчарок и доберманов является *ЕЕ*, лишь несколько процентов из их числа имеет гено-



Рис. 35. Светло-желтоватая немецкая овчарка молодая. (ориг.).

тип *Ее*. Ризен-шнауцеры повидимому тоже редко обладают строением гетерозиготов по этому гену. Среди лаек можно встретить



Рис. 36. Светло-желтоватая немецкая овчарка-щенок «Хромозома». (Ориг.).

гораздо большее число особей *Ее*, хотя точно цифр мы не имеем.

В эту же аллеломорфу $E > e$ входит еще один ген e^p, встречающийся среди служебных собак только у боксеров. Таким образом



Рис. 37. Рыжий гибрид кавказской овчарки и лайки «Ванда». (Ориг.).

эта аллеломорфа оказывается также множественной аллеломорфой, состоящей из 3 членов:

$$\text{IV. } E > e^p > e.$$



Рис. 38. Рыже-чепрачный (?) гибрид кавказской овчарки и лайки «Вулкан» брат «Ванды» см. рис. 37 (Ориг.).

Ген e^p обусловливает развитие так называемой тигровой, или полосатой, расцветки, при которой наблюдается развитие коричневых и черных поперечных полос на желтом основном фоне. В типичном случае основной фон и полосы резко отграничены друг от друга.

Как установлено, проявление этой расцветки является следствием неполного распространения черного пигмента по телу. В этом смысле желтая «тигровая» пятнистость является переходом к чисто желтому цвету *ее*, при котором мы наблюдаем полное нераспространение черного пигмента несмотря на наличие генов *B* или *b*. Отсюда происходит и буквенное обозначение генов:



Рис. 39. Пятнистая немецкая овчарка. (Ориг.).

E — начальная буква английского слова extension — распространение; надстрочный значок *p* в символе e^p обозначает слово partialis, т. е. частичный.

Помимо желтой пятнистости у служебных собак мы встречаемся и с белой пятнистостью. Здесь наиболее распространенной формой являются белые отметины. Несмотря на то, что собаководы предпочитают немецких овчарок, доберман-пинчеров, ризен-шнауцеров, ротвайлеров, боксеров и эрдель-терьеров без белых отметин, тем не менее отметины среди всех этих собак встречаются довольно часто (рис. 39) Чаще всего бывает белое пятно на груди, «звезда» на лбу и белые кончики пальцев, реже — на брюхе, на носу и т. п. Как раз в этих местах локализованы наиболее распространенные «начальные точки депигментации» (подробнее об этом смотри в водной части настоящей главы об окрасках). Среди лаек,

помимо таких слабо пятнистых собак (рис. 41), очень часты и сильно пятнистые особи с крупными белыми пятнами, рассеянными по всему туловищу; очень редко такие же собаки встреча-



Рис. 40. Пятнистая кавказская овчарка. «Пьяст», из бассейна р. Терека. (Ориг.).

ются среди немецких овчарок. То же самое наблюдается и среди закавказских (рис. 40). Гэтс (1926) изучал недавно пятнистость и среди эрдель-терьеров.



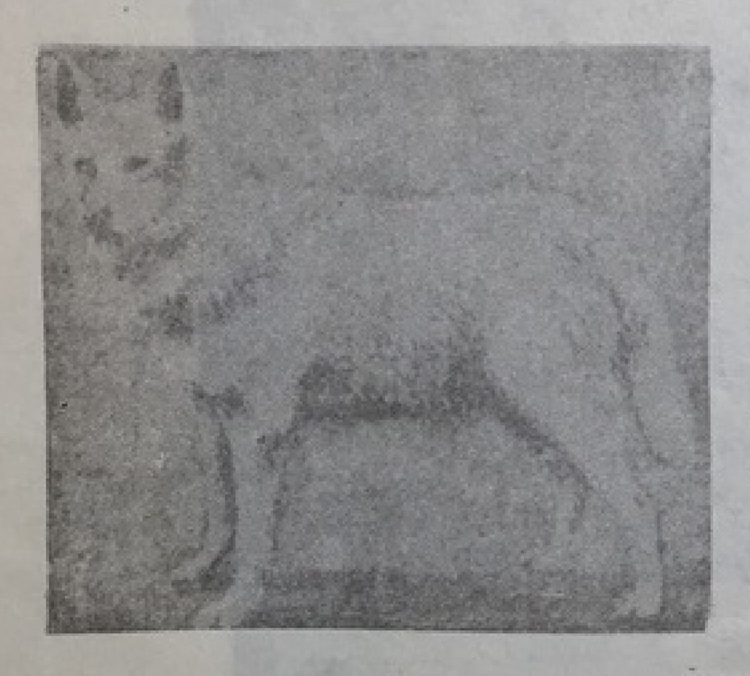
Рис. 41. Пятнистая лайка «Добрый» (Ориг.).

Появление пятнистости обусловлено рецессивным геном белой пятнистости S. У собак без белых пятен имеется ген одноцветности S. Таким образом мы имеем дело со следующей аллеломорфой:

$$V.\ S > s.$$

Хотя здесь же следует отметить, что наследованные пятнистости являются очень сложными и не исчерпываются влиянием одной лишь аллеломорфы.

Полное отсутствие пигмента во всей шкурке собаки ведет к появлению чисто белых собак с черными глазами — неполных





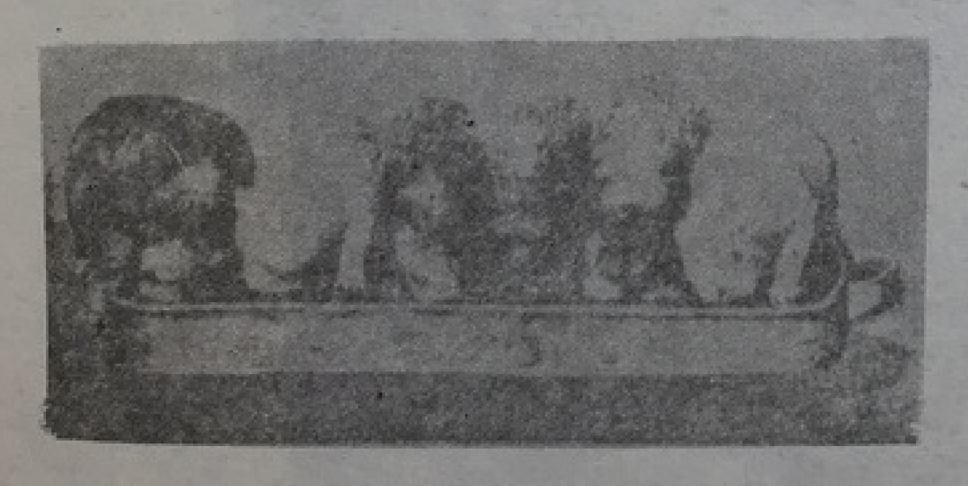


Рис. 42. Серо-зональная ногульская лайка «Фингал» (слева), светло-полевая лайка (справа). 6 щенков от «Лютры» и «Финала» (слева направо): черный с белым пятном, белый, зонарно-серый, зонарно-серый с белым пятном, зонарно-серый с белыми пятнами и желтый с белыми пятнами. (Ориг.).

альбиносов. Среди лаек и боксеров альбиносы, или вернее лейцисты, не редки; среди немецких овчарок — очень редки. Альбиносы среди прочих служебных собак мне не известны. Так как альбинизм был подробно разобран выше (гл. 4 ч. II), напомним лишь, что здесь мы имеем дело с аллеломорфой:

$$VI.\ C > c^a,$$

где C — основной фактор окраски, c^a — ген неполного альбинизма (правильнее — лейцизма; см. гл. 4 ч. II).

Повидимому у лайки в эту же аллеломорфу входит еще ген c^d, ослабляющий красный цвет до желтого (рис. 42), и если это так, то VI аллеломорфа должна приобрести следующий вид:

$$\text{VI.}\ S > c^d > c^a.$$



Рис. 43-а. Южно-русская овчарка «Султанка». (Ориг.)

Помимо рецессивной белой окраски существует еще доминантная белая окраска:

$$\text{VII.}\ W > w,$$



Рис. 43-б. Южно-русская овчарка «Тарзан». (Из журнала «Собаководство и Дрессировка», 1927).

где W — доминантный белый цвет, w — его аллеломорфа у окрашенных собак. Доминантная белая окраска встречается у южнорусских овчарок (рис. 43) и повидимому изредка у лаек.

Разобрав основные гены окраски и расцветки у служебных собак, приведем наследственные формулы для некоторых, наиболее частых окрасок (для гомозиготных особей):

CCAABBDDEESS	— зонарно-серый
CCaaWWDDEESS	— черный
CCaabbDDEESS	— кофейный
CCaaBBddEESS	— голубой
$CCaaBBDDe^{p}e^{p}SS$	— тигровый
CCaaBBDDeeSS *CCAABBDDeeSS* *SSaabbDDeeSS* и другие	— желтый
$SSa^{t}a^{t}BBDDEESS$	— черный с подпалами (доберман-пинчер, ротвайлер, немецкая овчарка, лайка).
$CCa^{t}a^{t}bbDDEESS$	— кофейный с подпалами (доберман-пинчер)
$CCa^{t}a^{t}BBddEE^{ss}$	— голубой с подпалами
CCaaBBDDEESS	— черный с белыми пятнами
CCaabbDDEEss	— кофейный с белыми пятнами
$c^{a}c^{a}AABBDDEESS$ $c^{a}c^{a}aaBBDDEESS$ $c^{a}c^{a}aabbDDEESS$ И вообще: $c^{a}c^{a}$ . . . . *W*	белые

ТИПЫ ОКРАСОК «СТОРОЖЕВЫХ» СОБАК

К числу сторожевых собак нередко причисляют самые различные породы собак, и в этом отношении полного единодушия нет. Мы имеем здесь в виду прежде всего немецких и далматских догов, ньюфаундлендов, сан-бернаров, леонбергов и английских бульдогов.

У немецких догов[1] встречаются следующие окраски: черная (*BBDD*, голубая (*BBdd*), желтая (*ee*), тигрово-полосатая ($e^{p}e^{p}$), пятнистая обычного типа (*ss*) и так называемого типа арлекин; очень редко встречаются альбиносы ($c^{a}c^{a}$).

У далматских догов: пятнистость типа «арлекин», черный (*BBDD*) и кофейный (*bb*) цвет.

Ньюфаундленды бывают: черные (*BBDD*, черно-подпалые ($a^{t}a^{t}BBDD$), коричневые (*bb*), зонарные (*AA*), бело-птнистые разных цветов (*ss*) и тигрово-полосатые ($e^{p}e^{p}$).

Леонберги бывают желтые (*ee*?) разных оттенков по интенсивности, зонарные (*AA*), бело-пятнистые (*ss*) и очень редко белые ($c^{a}c^{a}$).

Сан-бернары почти исключительно пятнистые (*ss*) с красной, желтой или коричневой пигментацией (рис. 44).

Английские бульдоги: красные (*CCee*), желтые ($c^{d}c^{d}ee$?), тигровые ($e^{p}e^{p}$), пятнистые (*ss*) разных окрасок. Гораздо реже встречаются чисто черные (*BBDD*), черно-пегие (*BBDDss*) и черно-подпалые ($BBDDa^{t}a^{t}$).

Из этого короткого перечисления мы видим, что главнейшими окрасками сторожевых собак являются те же, что встречались нам и у служебных собак.

---

[1] См. обзорный рисунок основных наследственных типов окрасок (рис. 46).

Рис. 44. Пятнистый сан-бернар.
(Из собраний клуба «Сан-бернаров», 1928).

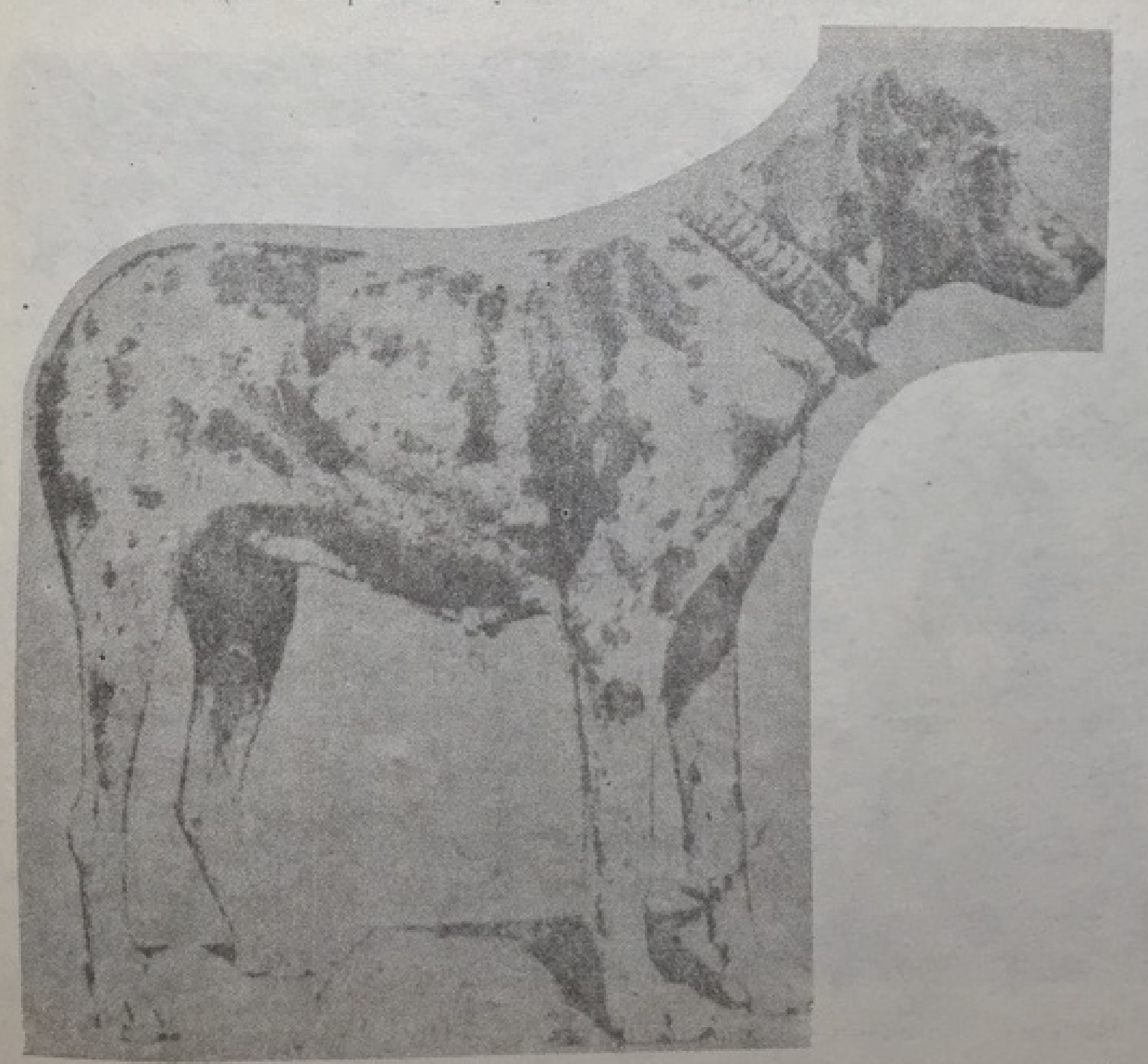


Рис. 45. Мраморно-пятнистый (типа «арлекин») немецкий дог «Дора».
(Ориг.).



Рис. 46. Основные наследственные типы окрасок немецких догов: 1 — черный с рецесивной белой пятнистостью, 2 — черный с доминантной белой пятнитостью (типа «арлекин»), 3 — одноцветный черный, 4 — тигрово-полосатый, 5 — желты (Изабелла), 6 — ослабленный черный (голубой), 7 — ослабленный тигровый (голубо-тигровый), 8 — ослабленный желтый (светлая Изабелла).

(Из Литтля и Джонса. 1919)

Рис. 47. Черно-чалый немецкий дог «Шельма». (Ориг.).

Двумя своеобразными и новыми для читателя признаками являются пятнистость типа «арлекин» и чалость.

Пятнистость типа арлекин (см. ниже) встречающаяся у немецких и далматских догов (Dalmatian or coach dogs), характеризуется очень сильным развитием белого и сильной редукцией пигментированных участков, имеющих вид отдельных пигментных пятен неправильной формы (преимущественно у немецких дгов) или круглых (преимущественно у далматских), рассеянных по белому фону шкурки (рис. 45). Как было установлено Литтлем и Джонсом (1919), эта пятнистость является доминантной:

$$H > h,$$

где H — ген доминантной пятнистости типа «арлекин» (рис. 46).

Интересно здесь упомянуть также о скрещивании далматского дога, обладающего пятнистостью типа «арлекин» и «испещренно-тикового» (см. ниже) пойнтера, поставленном недавно Уитнеем (Whitney, 1928). Гибриды от этого скрещивания были все пятнисты типа «арлекин».

Чалость представляет собою такое состояние шерстного покрова, при котором между отдельными окрашенными волосками встречаются совершенно бесцветные белые волосы, что придает характерный серебристо-ослабленный цвет шкурке. Литтль и Джонс (1919) показали, что ген этого признака доминантен (R) над нормальным состоянием (r):

$$R > r.$$

Так называемые мышастые доги (рис. 47) обычно содержат ген чалости, имея следующую формулу (при наличии белых отметин):

$$CCaaBB\ DDEE\ hhssRR.$$

ТИПЫ ОКРАСОК БОРЗЫХ СОБАК

К группе борзообразных собак принадлежат: благородная русская борзая, английская борзая, (грей-хаунд), шотландская оленья собака (дир-хаунд), ирландский волкодав, персидская борзая (таз) и так называемые хорты, левретки и некоторые другие. Несмотря на большие внешние отличия, к этим же собакам близки по строению черепа и некоторым другим признакам таксы, происходящие, по Келлеру, от борзых.

Среди борзых собак встречаются прежде всего следующие 5 основных окрасок: черная, голубая, красная, желтая и белая, и 2 основных расцветки: белая пятнистость и тигровость.

Уоррен (Warren, 1927) показал на английских борзых, что борзые, считающиеся белыми, в дейтвительности являются пятнистыми собаками, у которых пигментированные участки сильно редуцированы так, что остается лишь маленькое пигментное пятнышко на шкуре, ушах, хвосте и т. п. (рис. 48). Таким образом белые собаки являются генетически *ss*, но обладают добавочными генами — модификаторами протяженности белого.

Пятнистость является обычной среди русских борзых, грей-хаундов, левреток и персидских борзых.

Что касается генетической формулы остальных цветов, то она соответствует формулам тех же окрасок, разобранных выше на служебных и сторожевых собаках.

У благородных русских борзых помимо перечисленных цветов встречается еще зонарно-серый и коричневый цвета.

Английские борзые, как показал Уоррен, являются гомозиготными по гену черного цвета в отношении к коричневым, и следовательно все они являются *BB*. Отсюда ясно, что среди грейхаундов не встречаются кофейные собаки.



Рис. 48. «Бела» борзая — крайняя степень пятнистости. (Из Уоррена, 1927).

ТИПЫ ОКРАСОК У ТАКСОВ

Таксы представляют собою группу собак, окраски которых подвергались довольно детальному генетическому анализу. Наиболее обстоятельным является исследование Анкера (Anker, 1925), примыкающее в некоторых пунктах к более раннему исследованию Ибсена (Ibsen, 1916).

У таксов встречаются следующие основные окраски: черная, кофейная, своеобразная красная, желто-красная, зонарно-серая, и расцветки: наличие подпал, черные полосы на красном фоне, белые отметины и своеобразная мраморная «тигристость». Наследование этих признаков обусловливается следующими генами:

B — черный цвет, *b* — кофейный.

R′ — доминирующий ген красного цвета, прикрывающего (эпистатичного) все остальные цвета.

C' — ген для «тигристости», эпистатичный над геном для черного цвета.

Четвертый ген ($Q = D$) вызывает черные поперечные полосы на красных (желтых) собаках.

Обычный желтый цвет, вызываемый геном e, встречается у короткошерстных таксов повидимому очень редко, но у длинношерстных очевидно не является редкостью.

Зонарно-серый цвет, встречаемый обычно у жесткошерстных таксов, обусловливается известным уже нам доминантным геном A, а наличие подпал — особым рецессивным геном (обозначенным Анкером символом t), но весьма возможно — идентичным разобранному выше гену a^t.

ТИПЫ ОКРАСОК У ЛЕГАВЫХ И ГОНЧИХ СОБАК

Группа охотничьих собак заключает в себе наибольшее количество пород. Из их числа выделяются большие подгруппы под названием борзых, гончих и легавых собак.

Немецкие авторы нередко противопоставляют борзых (Hetzhunde) собственно охотничьим собакам.

Л. П. Сабанеев (1896) термин «легавые» толковал очень широко, включая в него не только сеттеров и пойнтеров, но и спаньэлей и ряд других пород. Мы будем придерживаться этого широкого понимания термина «легавый».

Мы не будем здесь заниматься полным перечислением пород охотничьих собак и типов их окрасок, а ограничимся лишь несколькими наиболее типичными примерами.

а) Пойнтеры. Основным цветом являются: черный, кофейный, желтый, изредка белый, Очень часты и наиболее популярны пятнистые формы с пигментированными участками указанных только-что цветов. Среди пятнистых форм различают особенно пятнистые с крупными пигментированными пятнами: кофейно-пегие, черно-пегие и желто-пегие, и крапчатые формы с пигментированными пятнами в форме многочисленных мелких пятнышек на белом фоне. Генетических различий между пегими и крапчатыми формами не установлено (пока?), да к тому же следует иметь в виду, что между ними нет резкой грани, а существует беспрерывный ряд переходов.

Как показал Литтль (Little C. C., 1914), цвет носового зеркала у пойнтеров находится в связи с генами $B—b$. Даже у желтых и желто-пегих собак, у которых эти гены находятся в скрытом состоянии вследствие «полного нераспространения черного пигмента» (e), гены $B—b$ определяют цвет носового зеркала. Таким образом у желтых собак $BBee$ цвет носового зеркала — черный, у желтых собак $bbee$ — коричневый.

б) Сеттеры. Среди сеттеров различают три подпороды: английский сеттер, ирландский сеттер и сеттер-гордон (шотландский).

До пятидесятых годов XIX века, несмотря на существование разновидностей, сеттеров не разделяли на подпороды и лишь с 1860—1861 гг. на английских выставках были выделены отделы сначала ирландцев и позже гордонов.

Как показывают измерения Сабанеева (1896, стр. 227), нет основания говорить о существовании трех пород сеттеров, глубоко различающихся по экстерьеру, так как среди всех трех подпород встречаются и крупные и мелкие, толстоногие и тонконогие, толстомордые и тонкомордые и т. д. Различия между этими подпородами сводятся преимущественно к окраске и длине шерсти и к некоторым незначительным экстерьерным различиям.[1]

Английские сеттеры преимущественно бывают бело-пятнистыми с пигментированными пятнами черного («блю-бельтон»), коричневого и лимонно-желтого цветов («лемон-бельтон»). Наряду с этим бывают так называемые трехколерные, т. е. собаки с черными и желтыми пятнами на белом фоне. Такие сеттеры, согласно нашим наблюдениям, имеют следующую формулу: $Be^{p}s$.

Помимо пятнистых бывают изредка и одноцветные формы: черные, красные, лимонно-желтые и кофейные, но в большинстве случаев они обладают где-нибудь небольшими белыми отметинами.

Еще Сабанеев сообщал о кофейно-пегих сеттерах с подпалами. Изредка попадаются чисто-белые сеттеры, хотя здесь не исключена возможность и крайних степеней пятнистости.

Ирландские сететры по окраске блестяще-золотисто-красные, цвета «полированного красного дерева». Интенсивность этого цвета колеблется от почти яркорыжего до золотисто-каштанового. Очень часты белые отметины; в прошлом веке было очень много пятнистых ирландцев, теперь таковые немногочисленны.

Сеттер-гордон обладает расцветкой черно-подпалой, близкой по тону к доберман-пинчеру.

П. М. Иловайский сообщил мне о трех случаях голубых гордонов. Судя по происхождению этих немногочисленных собак, голубой цвет был признаком рецессивным, как и у других собак.

Протяженность желтых подпал у сеттеров-гордонов бывает различной. Меньшее развитие подпал повидимому является частично рецессивным по отношению к большей протяженности их.

Наблюдения, собранные мною по генетике сеттеров, говорят за почти полное сходство наследования окрасок сеттеров с соответствующими окрасками служебных собак.

На основании моих данных можно привести следующие сокращенные формулы некоторых сететров (в случае их гомозиготности).

Английские сеттеры	Блю-бельтон	$aaBBEEss$.
	Лемон-бельтон	$aaBBeess$.
	Трехколерный	$aaBBe^{p}e^{r}ss$.
Ирландский сеттер		$aaBBeeSS$ (одноцветный) или
»	»	$aaBBeeSS$ (с белыми пятнами).
Сеттер-гордон		$a^{t}a^{t}BBEESS$ или
»	»	$a^{t}a^{t}BBEEss$

[1] Ввиду того, что за последние 20—30 лет разведение этих подпород шло более изолированно, чем до выставок 1860—1870 гг. возможно, что ныне установилось некоторое расслоение и дифференцировка и по более существенным особенностям.

На основании этих формул легко понять те результаты скрещивания сеттеров между собой, которые часты на практике: от двух блю-бельтонов могут родиться не только блю-бельтоны, но и лемон-бельтоны и трехколерные.

От двух лемон-бельтонов обычно рождаются лишь лемон-бельтоны.

От двух сеттеров-гордонов иногда рождаются красные (ирландцы).

От скрещивания ирландца с гордоном родятся чисто черные (иногда с небольшим количеством желтых волосков за ушами) или чисто черные и красные, или наконец только черные с подпалами.

Результаты последнего скрещивания хорошо известны опытным практикам-собаководам, и они даже специально пользуются им для получения чисто черных сеттеров. Изобразим это скрещивание в генетических формулах:

I случай	$aaBBeeSS$ красный (ирландец)	$\times a^t a^t BBEESS$ черно-подпалый (гордон)	$\rightarrow aa^t BBEeSS$ черный	
II случай	$aaBBeeSS$ красный	$\times a^t a^{tbbe}{}_{e}{}^{ss}$ черно-подпалый	$^{-}aa^t BBEeSS =$ черный	$aa^t BBeeSS$ красный
III случай	$a^t a^t BBeeSS$ ирландец	$\times a^t a^t BBEESS$ гордон	$\rightarrow a^t a^t BBEeSS$ черно-подпалый	

Уитней (Whitney, 1928) недавно изучал особую «тиковую испещренность» у сеттеров, заключающуюся в том, что белые волосы более или менее равномерно перемешаны с пигментированными (сходство с чалостью — см. § 2). У блю-бельтон-сеттеров голубой оттенок их черных пятен является следствием как раз такой тиковой испещренности, так как длинные черные волосы, перемешанные с белыми волосами и дают своеобразную стально-серую или голубоватую внешность этих пятен. Гомозиготные блю-бельтоны продуцируют 100% щенков с тиковой испещренностью. Аналогичная тиковость встречается и у оранжево-чалых сеттеров среди лемон-бельтонов.

Этот признак обусловливается доминантным геном *T*.

в) Спаньэли. Длинношерстные спаньэли делятся на сухопутных и так называемых водяных, т. е. идущих на водоплавающую дичь. Оставляя в стороне вторых, как более редких, отметим, что сухопутные спаньэли делятся на спрингер-спаньэлей и кокер-спаньэлей (от английских слов springer=прыгун и cock=вальдшнеп).

Окраска спаньэлей бывает черная, коричневая, желтая и красная.

Эти цвета постоянно связаны с белой пятнистостью.

Пятнистость у спаньэлей, по исследованиям Бэрроус и Филлипса (Barrows and Phillips, 1915), является доминантной и обусловленной несколькими однозначными факторами.

Нередка здесь и чалость, которая, как показали цитированные авторы, является доминантной, так же, как и у догов.

Среди спаньэлей изредка появляются и белые особи, но, как показали упомянутые авторы, в действительности это не белый цвет, а палево-желтый, получающийся из желтого цвета под влиянием гена-ослабителя *dd* по Берроус-Филлипсу ($=c^d$?).

Райт (1918) нашел у коккер-спаньэлей особую чалость, или, как называет, Уитней (1928), тиковую испещренность (см, сеттеры). Этот признак, подобно такой же особенности сеттеров, заключается в том, что среди пигментированных волос распределяются отдельные группы чисто белых волос. Эта особенность обусловливается доминантным геном — *T*.

$$T > t.$$

г) Гончие. С генетической точки зрения гончие исследованы далеко недостаточно.

Интересное открытие было сделано у норвежских гончих породы дункер Вридтом (Vriedt), установившим существование



Рис. 49. Чепрачная костромская гончая. Чепрак — черный, остальное красного или красно-желтого цвета. (Ориг.).

гена особой «крапчатости», обладающего плейотропным действием (см. выше, ч. II, гл. 5).

Некоторые материалы по наследованию окраски у гончих дают также мои наблюдения над русскими — костромскими, англо-русскими, англо-франко-русскими и другими близкими породами гончих.

По этим наблюдениям (к сожалению, еще недостаточно полным), своеобразная чепрачность русских костромских гон-

чих (рис. 49) доминирует над другими формами расцветок, т. е. над отсутствием этой чепрачности.[1]

Чепрачность эта может быть различной в зависимости от изменения протяженности черного чепрака и от изменения интенсивности черного и красного пигментов.

Вариации протяженности чепрака повидимому наследуются по обычной схеме наследования количественных признаков, т. е. с участием ряда однозначных факторов.

Изменения интенсивности черного пигмента в чепраке костромичей могут быть двух родов: во-первых, незначительные количественные (модификаторные) изменения и, во-вторых, чисто качественные различия, дающие у костромичей по меньшей мере тройную серию: интенсивно-черный — серо-черный — слабый светлосерый.

Интенсивность красного пигмента дает у костромичей такую серию: красный — желтый — цвета какао с молоком. Последние два оттенка рецессивны по отношению к красному, но взаимоотношения между ними пока не вполне ясны; кажется очень вероятным множественный аллеломорфизм.

Белая пятнистость у англо-франко-русских и других гончих безусловно рецессивна (хотя повидимому и не полностью).

Цвет пигментированных пятен у пятнистых гончих зависит конечно от ряда специальных генов, обусловливающих особую пигментацию. Здесь можно наметить следующие наследственные особенности:

Черный — серый (кофейный цвет является редкостью и повидимому встречается преимущественно у гибридов).

Красный — желтый — соловый («половый», или лимонный).

Кроме того повидимому существуют еще специальные гены позволяющие появиться одновременно черному (или серому) и красному (или желтому, или соловому), т. е. гены частичного нераспространения черного пигмента (желтая пятнистость) и гены подпалости. Таким образом могут образоваться трехцветные собаки: черно-желто-белые, и подпалые собаки: «черно-пегие в подпалинах» и т. д.

Уитней (1928) недавно показал существование среди гончих так называемой тиковой испещренности, о которой мы говорили выше, в пунктах о сеттерах и коккер-спаньэлях (рис. 50 и 51). Так же, как и там, этот признак доминантен. Этот признак постоянен среди так называемых голубо-тиковых лисогонов (Bluetick foxhound), у которых он наблюдается очень часто в гомозиготном состоянии.

Насколько мне известно, голубой цвет у лисогонов не является голубым как таковым (т. е. результатом действия гена *d* см. *a*), но собака является черно-тиковой, производя лишь впечатление стально-голубой.

---

[1] Во время печатания настоящей книги я ознакомился с интересной брошюрой Н. Пахомова «Порода гончих». М., 1931 г., в которой нашел указание, что гибриды русской гончей с английскими гончими обладают чепраком русской гончей; в этом можно видеть материал, подтверждающий мои выводы о доминировании чепрачности.

К тому, что мы изложили выше о тиковости, необходимо добавить еще следующее.

У черно-подпалых собак тиковость проявляется лишь в красно-пигментированных участках, так что черные места остаются

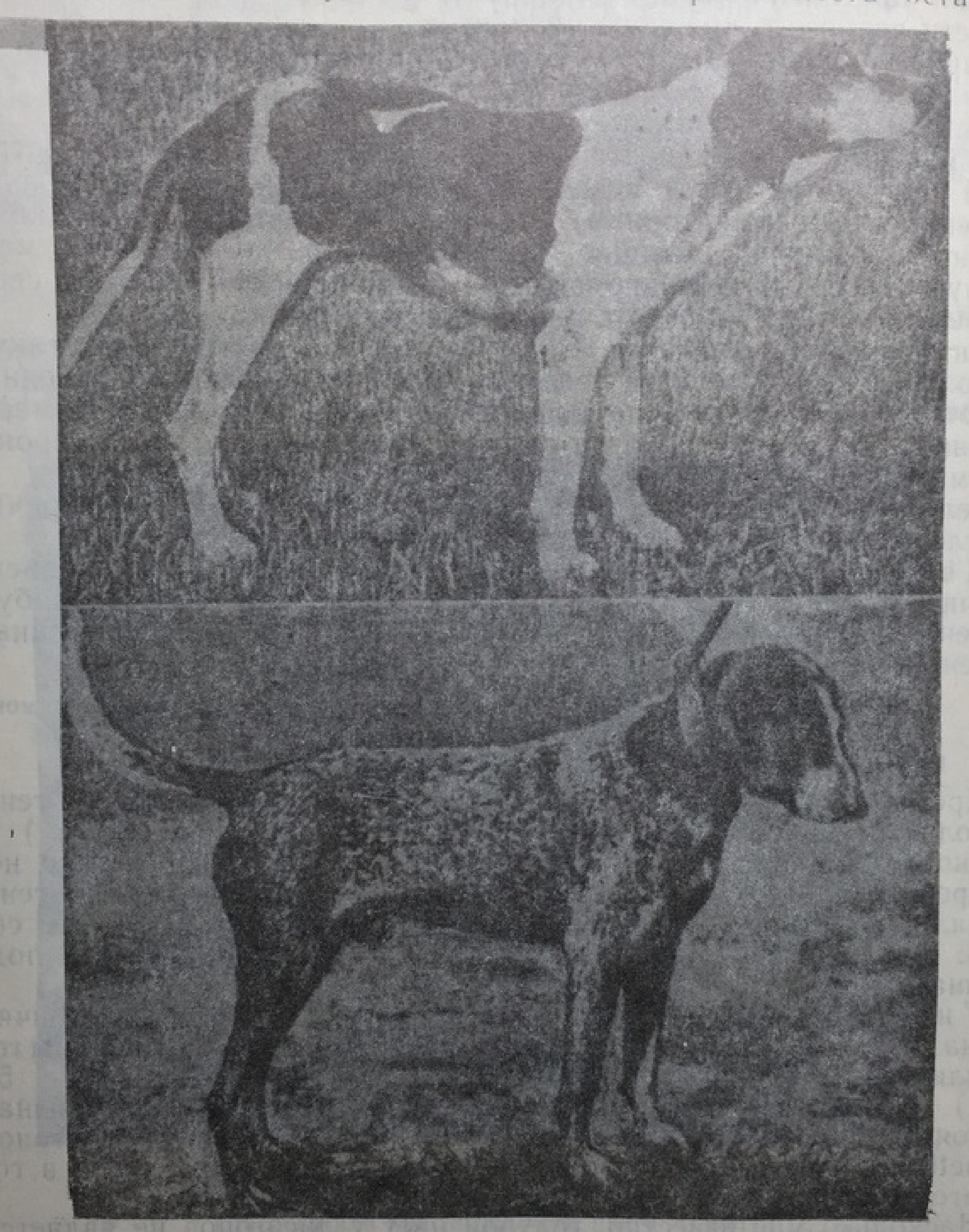


Рис. 50. Пятнистая (наверху) и тиково-испещренная (внизу) гончие. (Из Уитнея, 1928).

неизменными. Тиковая испещренность не обнаруживается при рождении, но **начинает проявляться лишь в возрасте около 4 недель.**

Это обстоятельство позволяет нам провести параллель тиковой испещренности у собак с серебристостью типа «шампань» у кро-

ликов, с серебристостью лошадей «в яблоках» и романовских овец. Во всех случаях мы имеем:

1) возрастную изменчивость (появление серебристости и тиковости лишь с определенного возраста),

2) доминантное наследование и

3) по всей видимости участие в наследовании однозначных факторов.

К гончим относится интересная по окраске порода — арлекины, расцветка которых столь характерна, что получила даже общее название пятнистость типа «арлекин» независимо от породы, у коей она встречается (ср. например пятнистость типа «арлекин» у догов — см. выше. Это — «мраморообразная» пятнистость с большими площадями непигментированных участков



Рис. 51. Сильное развитие тиковой испещренности у ♂ гончей. (Из Уитнея, 1928).

и с относительно малыми участками пигментированных пятен неправильной формы (и нередко в форме крапинок). Помимо этого арлекины обладают подпалами своеобразного цвета, которые правильнее всего назвать желтовато-розовыми и лишь в редких случаях — красными. Повидимому побочным действием генов, определяющих расцветку арлекин, является ослабленность цвета глаз: оба или один глаз — мозаично-пятнистые с голубовато-белыми пятнами; в случае разноглазости один из глаз является стеклянно-голубовато-белым или во всяком случае более светлым.

Наследование расцветки типа «арлекин», как мы полагаем на основании наших наблюдений, обусловливается геном H, аналогичным соответствующему гену догов (см. § 2); одним из собаководов была даже высказана мысль, что арлекины являются продуктом скрещивания гончих с догами, что однако является совершенно лишенным каких бы то ни было оснований. Очевидно

мы в данном случае имеем проявление закона Вавилова, а именно — параллельное образование сходных признаков у догов, с одной стороны, и арлекинов — с другой.

Хотя эта расцветка является доминантной, но она, по нашему мнению, встречается у соловых и солово-пегих (*eess*) гончих в криптомерном состоянии, так как через солово-пегих могут быть привнесены эти расцветки и разноглазость при условии скрещивания с черным или бурым (коричневым). В этом случае мы очевидно имели бы следующие скрещивания (в случае гомозиготности обоих производителей).

I. *WWeessHH*	× *BBEEsshh*	→ *BBEessHh*
Солово-пегий с криптомерным геном — арлекин	Черно-пегий	Арлекин с черными пятнами

или

II. *BBeessHH*	× *bbEEsshh*	→ *BbEessHn*
	Кофейно-или буро-пегий	Арлекин с черными пятнами

Таким образом ген расцветки типа «арлекин» должен быть причислен к генам — распределителям темного пигмента, т. е. оказывающим свое содействие лишь в присутствии гена полного распространения темного пигмента.

ГЛАВА X

ТИПЫ ОКРАСОК ГЛАЗ

Цвет глаза обусловливается, во-первых, качеством пигмента, находящегося в радужной оболочке глаза (радужина, iris), и, во-вторых, распределением пигмента в толще радужины.

Глаза у собак бывают следующих основных цветов: карие, коричневые, желтые, голубые, голубовато-белесые («стеклянный глаз») и чрезвычайно редко — красные (у альбиноидов немецких догов). Известны случаи разного цвета правого и левого глаза у одной и той же особи (разноглазость); в некоторых породах эта разноглазость зафиксирована в наследовании (гончие-арлекины — см. гл. I, § 5г), в других породах встречается лишь изредка (немецкие доги). Также может быть мозаичное распределение двух пигментов в пределах одного глаза, причем более темный пигмент может вклиниться в виде небольшого сектора, клина или отдельных полосок в более светлый пигмент, и наоборот (арлекины и немецкие доги).

Вообще говоря, цвет глаз чаще всего варьирует в некоторой связи с общим цветом шерсти, но это далеко не всегда обязательно. Так например у черного доберман-пинчера глаза темно-карие, у голубого добермана глаза более светлые; то же самое у немецких догов и т. д.

У ряда собак можно установить менделевскую пару окраски глаз: коричневый (вернее — желтый) — голубой:

$$Y > y.$$

Чрезвычайно интересной особенностью является изученное нами на собаках[1] явление так называемых рубиновых глаз.

Среди собак нередко встречаются рубиновоглазые особи. При поверхностном осмотре нормальные глаза и глаза рубиновые нередко совершенно не отличимы друг от друга, и только при внимательном разглядывании, имея некоторый опыт, удается отметить различие между ними. Иногда рубиновые глаза отличаются цветом своей радужной оболочки, которая бывает в этих случаях довольно светлой — белесовато-голубой, что обозначается названием «белый глаз». Всегда ли «белые глаза» являются в то же время и рубиновыми? — это вопрос нерешенный; что же касается цвета радужины рубинового глаза, то она часто бывает нормально окрашенной.

Главнейшее свойство, отличающее рубиновый глаз — это характерное, сильное рубиново-красное отсвечивание зрачка, наблюдаемое при известных положениях глаза собаки и глаза наблюдателя.

Наилучшим способом различения рубиновых глаз от нормальных является рассматривание их внутри светлого помещения, для чего устанавливают свою голову на уровне глаз испытуемой собаки — так, чтобы оптическая ось изучаемого глаза была приблизительно параллельна зрительной оси нашего глаза. При этом следует стать таким образом, чтобы, кроме рассеянного и падающего сверху света, в глаз собаки попадал свет, идущий из-за спины наблюдателя, например из окна, двери или от электрической лампочки. В случае отсутствия подходящих условий можно ограничиться тем, что собаку устанавливают в полутемном углу мордой к свету, а наблюдатель становится перед ней, имея свет за своей спиной.

В описанных условиях при медленном поворачивании головы собаки легко удается добиться такого положения ее, при котором зрачок сильно светится изнутри, испуская как бы огненное рубиново-красное мерцание или блеск. При тех же самых условиях нормальный глаз такого явления или совсем не обнаруживает и при любых поворотах зрачок остается темным, или дает зеленое отсвечивание.

Интенсивность освещения зрачка рубиновых глаз является постоянной для данного глаза, поставленного в одни и те же условия, но для различных рубиновых глаз она довольно сильно варьирует. Точно так же варьирует и «цветность» рубиноглазия, так например наряду с обычным красным оттенком встречается и

---

[1] Ильин Н. А. Рубиноглазие у млекопитающих. Собаки. Труды лаборатории Московского зоопарка, т. I, 1926 г.

Его же. Рубиновые глаза у собак. «Собаководство и дрессировка», № 1 за 1928 г.

Его же. Рубиноглазие у морских свинок. Труды лаборатории Московского зоопарка, т. I, 1926 г.

рубиновый отблеск, как бы разбавленный белесоватостью (например у ирландских сеттеров). Таким образом этот признак фенотипически довольно сильно изменчив.

Интересно отметить, что как само рубиноглазие, так и степень интенсивности отсвечивания зрачка вполне сохраняются в течение нескольких часов после насильственной смерти животного (хлороформирование или кровопускание); после же начинающегося помутнения роговицы различить этот признак затруднительно. Во всяком случае в течение первых полчаса-часа после смерти можно легко отличить рубиновоглазую собаку от нормальноглазой.

Частота появления рубиновоглазия у собак довольно велика. У каких собак может встретиться этот признак? Можно представить себе две возможности: 1) рубиновоглазие может встретиться у собаки любой породы, хотя чаще и встречается у определенных пород, и 2) рубиновоглазие может встретиться только у собак некоторых строго определенных пород.

Безусловно более вероятным является первое предположение.

Мне лично удалось видеть десятки рубиновоглазых собак, относящихся к следующим породам:

1. Немецкие доги мраморной окраски.
2. Ирландские сеттеры.
3. Сеттер-гордоны.
4. Лайки.
5. Немецкие короткошерстные легавые.
6. Боксеры.
7. Гончие.
8. Эрдель-терръеры.
9. Немецкие овчарки.
10. Белые шпицы.
11. Тэн-терръеры
12. Таксы
13. Беспородные дворняги — сложные полигибриды.

Рубиновые глаза у немецких догов встречаются очень часто. и мраморные немецкие доги в подавляющем большинстве имеют рубиновые глаза; наличие их почти всегда связано со слабой пигментированностью радужины. При этом интересно отметить случаи асимметрии глаз по рубиновоглазию, встреченные мною у догов: у самки «Шельмы». В. Озаровского, у самца «Лорда» и других. Самка «Шельма» — мраморная, с темными кофейно-серыми пятнами (рис. 52). Левый глаз очень сильно рубиновый; правый глаз вполне нормален, без малейшего рубинового отблеска. Замечательна связь ассиметрии с пигментацией: в то время как на морде, вокруг правого, нерубинового, глаза—темные пятна в виде «монокля», вокруг левого, рубинового глаза пигментированных пятен нет, и шерсть чисто белая. Вместе с тем имеется различие и в окраске радужины. Радужины обоих глаз — белесовато-голубые, но радужина нерубинового глаза обладает большим количеством пигмента, чем радужина глаза рубинового, что и выражается наличием темнопигментированной полоски на внутреннем крае радужины правого глаза.

На 2-й выставке собак РСФСР в «Аквариуме» с 14 по 17 мая 1927 г мне удалось видеть дога, асимметричного по рубиново-

глазию: это ♂ № 838 «Лорд», сын «Цезаря» и «Амки», оба — рубиновоглазые. Интересно, что нерубиновым глазом является опять-таки правый глаз, так же, как и у «Шельмы». Чрезвычайно интересно было бы скрестить «Шельму» и «Лорда» и изучить их потомство.

Рубиновые глаза у ирландских коричневых сеттеров тоже очень распространены. Так например на выставке весною 1926 г. в помещении сельскохозяйственной выставки в Нескучном саду я изучил целый ряд рубиновоглазых ирландцев: 500 «Анго» с прекрасным



Рис. 52. Немецкий мраморный дог «Шельма с асимметричным рубиновоглазием. (Ориг.). с фот. В. Озаровского).

рубиновоглазием, ♂ 491 «Ральф», ♀ 498 «Мисс Лен», ♂ 503 «Рекс» (с «беловатым» рубиновоглазием) и многих других. Наряду с этим были и нерубиновоглазые ирландцы, например ♂ «Маркиз».

Среди сеттеров-гордонов также встречаются и рубиновоглазые и нерубиновоглазые собаки: к числу первых относятся ♂ №№ 617, 618, ко вторым — №№ 614, 623 весенней выставки 1926 г.

Тэн-терьер, такс и дворняга с рубиновыми глазами были встречены мною в единичном случае каждый, но и эти отдельные случаи говорят в пользу первого, высказанного выше предположения о широкой распространенности рубиновоглазия. Среди служебных собак (немецкая овчарка, эрдель-терьер, лайки) также найдены рубиновоглазые особи.

Рубиновые глаза встречаются не только у собак. Изученные особенно подробно на морских свинках[1], они были затем обнаружены у человека, кошки, собаки, кролика, мыши и крысы[2].

Таким образом рубиновоглазые являются общим и повидимому тождественным свойством отрядов грызунов, хищных и приматов среди млекопитающих животных. Есть основание думать, что это свойство является общим для всего класса млекопитающих.

При изучении рубиновоглазия совершенно естественно встал вопрос о непосредственных причинах, вызывающих рубиновоглазие. Отчего зрачки рубиновых глаз испускают своеобразное свечение, в то время как зрачок нормальных глаз обычно является черным?

Прежде всего возникло предположение, что изучаемое явление представляет собой результат флюоресценции, с которой огненно-красный отблеск глаз имеет весьма большое сходство с внешней стороны. Поставленные мною специальные опыты в однородном свете доказали, что рубиновоглазие не обусловливается полностью флюоресценцией: она настолько слаба, что практически с нею можно почти не считаться; таким образом рубиновоглазие зависит от других причин, для выяснения которых полезно напомнить некоторые данные, касающиеся нормальных глаз.

Свет, попадающий в нормальный глаз собаки, человека и т. д., большей частью поглощается черным пигментом сосудистой оболочки и сетчатки, остальная же часть диффузно (рассеянно) отражается из глаза и выходит наружу через зрачок; этот отражающийся из глаза свет идет всегда в том же направлении, в каком он попал в глаз. Это и является непосредственной причиной того, что зрачок нормального глаза кажется наблюдателю черным, так как, желая рассмотреть зрачок, мы становимся перед испытуемым глазом и тем самым ставим преграду тем единственным лучам, которые могли бы быть отражены по направлению к нашему глазу. При желании видеть дно глаза освещенным глазные врачи пользуются так называемым глазным зеркалом, направляющим лучи света в том же направлении, в каком мы смотрим в глаз.

Зрачок глаз у альбиносов (например, у белого ангорского кролика и т. д.) не черный, а розово-красный, что находит себе объяснение в том, что свет попадает в такой глаз не только через зрачок, но и через радужину, белковые и сосудистые оболочки, лишенные либо совсем, либо частично пигмента, вследствие чего исследователь при рассматривании такого глаза заслоняет собою лишь часть световых лучей, могущих попасть в глаз.

Сопоставление этих фактов вызвало у меня вопрос: не зависит ли разница между зрачком нормального глаза и рубинового от аналогичной причины? Специально поставленные опыты дали утвердительный ответ на этот вопрос. В случае прекращения доступа световых лучей в глаз иными путями, как через радужину, руби-

[1] См. об этом:

Wright's The factors of the albino series of guinea pigs... Geneties, V. 10, 1925 V. 10, 1925.

Ильин Н. А. Рубиновоглазие у морских свинок. Труды лаборатории эксп. биологии Московского зоопарка, т. I, стр. 107, 1926 г.

[2] Ильин Н. А., Рубиновоглазие среди млекопитающих. Там же, т. I, стр. 121, 1926 г.

ново-красное отсвечивание не наблюдается, и зрачок выглядит чисто черным. Точно так же и зрачок альбинистического глаза выглядит чисто черным при попадании света только через зрачковое отверстие. Если свет попадает не только на зрачок, но и на радужину рубинового глаза, тогда удается совершенно ясно наблюдать рубиновое отсвечивание.

Зрачок рубинового глаза потому нам кажется светящимся, что в такой глаз свет может попадать не только через зрачок (как в нормальном глазу), но и иными путями (как в альбинистическом глазу). Таким образом в пигментной ширме глаза (в склере, в сосудистой оболочке, в строме или в пигментном слое радужины) пигмент расположен не столь равномерно и густо, как в нормальном черном глазу, но в ней, (в пигментной ширме глаза) имеются прорывы, которые и дают возможность проникать в глаз световым лучам иным путем, кроме отверстия зрачка; в этом отношении рубиновый глаз приближается к альбинистическому. В пользу связи меньшей пигментации глаза и рубинового отблеска говорят также факты асимметрии по рубиновоглазию, приведенные выше.

Некоторые заграничные ученые (например, Соллас, Райт) предполагали, что связь между рубиновоглазием и слабой пигментацией столь велика, что наличие рубиновоглазия влияет в то же время на интенсивность окраски шерсти, ослабляя ее. При точной проверке это оказалось несправедливым, так как постоянно встречаются рубиновоглазки как с ослабленной (чаще всего среди немецких догов), так и с усиленной окраской шерсти.

Остается розобрать еще вопрос о наследовании рубиновоглазия. Имеющиеся материалы довольно скудны. Удалось установить все-таки, что при спаривании двух рубиновоглазок между собою рождаются все рубиновоглазки; черноглазые доги обязательно имеют хотя бы одного из родителей нерубиновоглазого. Все эти данные (в случае отсутствия им противоречащих) говорят за то, что рубиновоглазие является наследственным признаком, зависящим от одного рецессивного гена; нормальные глаза очевидно должны вести себя как доминантный признак.

Ген рубиновоглазия имеет условное обозначение p_r, а ген нормальных глаз — P. Таким образом можно написать:

$$P > p_r,$$

т. е. нормальные глаза доминируют над рубиновыми.

Во многих случаях однако рубиновоглазие не является результатом действия специального гена рубиновоглазия, но является следствием *побочного* действия каких-либо генов окраски шерстяного покрова собаки (например у арлекинов и может быть у некоторых догов).

Среди собаководов широко распространено мнение, что светлый глаз является признаком, порочащим служебную собаку. Это — безусловно ни на чем не обоснованное предубеждение. Цвет глаз и рабочие качества собаки наследуются согласно четвертому закону Менделя, т. е. независимо друг от друга, и поэтому хорошо дрессируемые собаки бывают как среди темноглазых, так и среди светлоглазых собак. Точно так же и гомозиготность и гетерозигот-

Обзорная таблица основных генов окраски собак
(Изложение влияния остальных генов см. в части III в гл. 2, 4 и 5 части II)

№№ по порядку	Символы для аллеломорф	Действие отдельных генов
I	$B > b$	B — возбудитель черного пигмента b — возбудитель кофейного пигмента
II	$D > d$	D — усилитель: пигмент и в корковом и мякотном веществах. d — ослабитель: пигмент преимущественно в мякотном веществе, в корковом же веществе — лишь отдельные бляшки пигмента (голубой цвет).
III	$E > e^p > e$	E — полное распространение черного и кофейного пигмента по шкуре. e^p — частичное распространение черного и кофейного пигмента (тигровые). e — полное нераспространение черного и кофейного пигментов (желтые и красные).
IV и IVa (см. гл. 1, §1)	$A > a > a^t$ $a^t > A > a$	A — зонарность. a — незонарность. a^t — наличие подпал при незонарности.
V	$S \leqslant s$	S — одноцветность (отсутствие белых пятен). s — белые пятна преимущественно в форме отметин.
VI	$H > h$	H — пятнистость типа «арлекин».
VII	$C > c^d > s^a$	C — основной фактор окраски. c^d — ослабитель красного до желтого. c^a — ген неполного альбиноса (вернее — леяцизма).
VIII	$W > w$	W — ген доминантно-белого цвета (южнорусские овчарки и некоторые (?) лайки).
IX	$R > r$	R — ген чалости: наличие беспигментных волос среди пигментированных (немецкие доги).
X	$T > t$	T — «тиковая испещренность»: равномерная перемешанность белых и пигментированных волос (сеттеры, пойнтеры, гончие).
XI	R' —	R' — доминантный красный (рыжий) (таксы).
XII	$C' > c'$	C' — ген «тигристости», прикрывающий действие гена черного цвета B (таксы).
XIII	$Q > q$	Q — ген струйчатой полосатости: черные поперечные полосы на красном фоне (полосатые таксы), сходен по действию с геном e^p.
XIV	$Int > int^m > int$ (см. § 1 гл. 1)	Int — ген грязно-белой (ослабленной) перевязи на зонарном волосе. int^m — желто-коричневая (среднеусиленная) перевязь. int — яркожелтая (усиленная) широкая перевязь.
XV	$Int_1 > int_1^m > int_1$ (см. § 1 гл. 1)	Int_1 — «серо-белые» подпалы. Int_1^m — светло-желтые подпалы. int_1 — рыжие подпалы. Примечание. Может быть XV=XIV.
XVI	$Y > y$	Y — ген желто-коричневого глаза. y — ген голубого глаза.
XVII	$P > p'$	P — нерубиновые глаза. p' — ген особых рубиновых глаз, не зависящих от окраски шерсти (немецкие доги, сеттеры и др.).

ность по рабочим качествам собаки, т. е. ее действительные племенные достоинства, не зависят от цвета глаз. Поэтому, чем скорее мы откажемся от браковки собаки по ее цвету глаз, тем быстрее мы станем на пусть более полного (и следовательного более экономного) использования нашего собачьего материала.

То же самое мы должны сказать и об отсутствии отблеска из дна глаза и о рубиновом и зеленом отблеске.

ГЛАВА XI

ТИПЫ СТРУКТУРЫ ШЕРСТНОГО ПОКРОВА

По структуре шерстного покрова среди собак наблюдается чрезвычайно большое разнообразие не только при сравнении разных пород между собою, но даже в пределах одной породы (рис. 53).

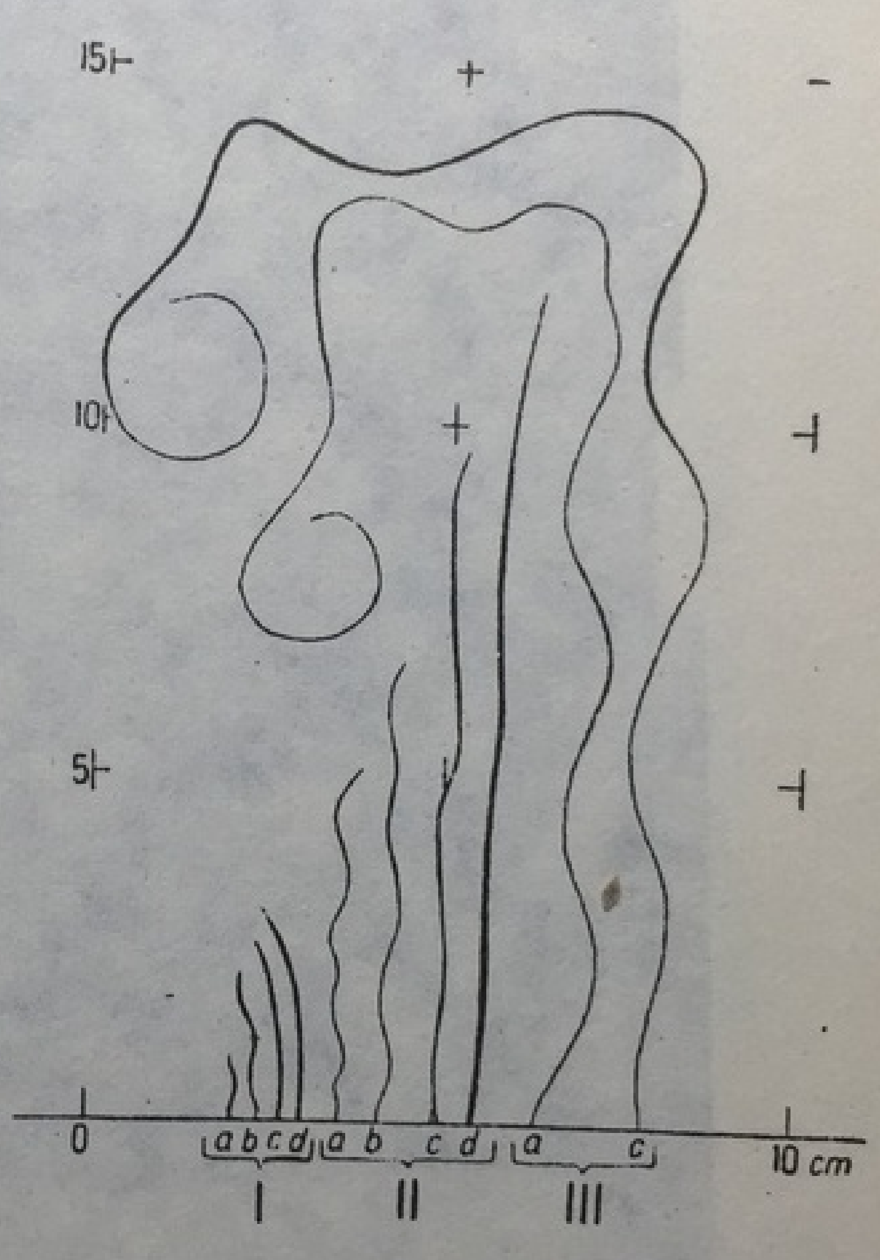


Рис. 53. Типы шерсти у короткошерстной таксы (I), «игло-короткошерстной» немецкой овчарки (II) и длинношерстного пуделя (III). *a* — пуховой (подшерсток), *b* — промежуточный (остево-пуховой), *c* — остевой, *d* — направляющий (кроющий) волос (увеличено в раза). (Из Гай ра, 1927)

Так например среди немецких овчарок имеются три отродья: короткошерстная с прямой шерстью (stochaarig), жесткошерстная (rauh-oder drahthaarig) и всклокоченноволосатая длинношерстная (zotthaarig). Различные породы дают еще большее разнообразие.

Из многообразия типов шерстного покрова можно выделить следующие характерные группы: короткошерстный — длинношерстный; жесткошерстный (рис. 54, 55) — шелковистый (болонки, рис. 56), и др.) — всклокоченный (отродье немецкой овчарки, рис. 57) — нормальный прямой тип; прямой волос — полуволнистый — волнистый

(пудель, рис. 58) — завитой (пудель); полуголый — голый (африканская, египетская собака) и т. д.

Основных типов можно наметить пять:

1. Обычная короткая шерсть (доберман-пинчер) — Kurzhaar.
2. Длинношерстные (сеттер, спаньэль) — Langhaar.
3. Игло-короткошерстные — Stockhaar (рис. 59).
4. Жесткошерстные — Rauhhaar (рис. 55).
5. Нагота — Nacktheit.

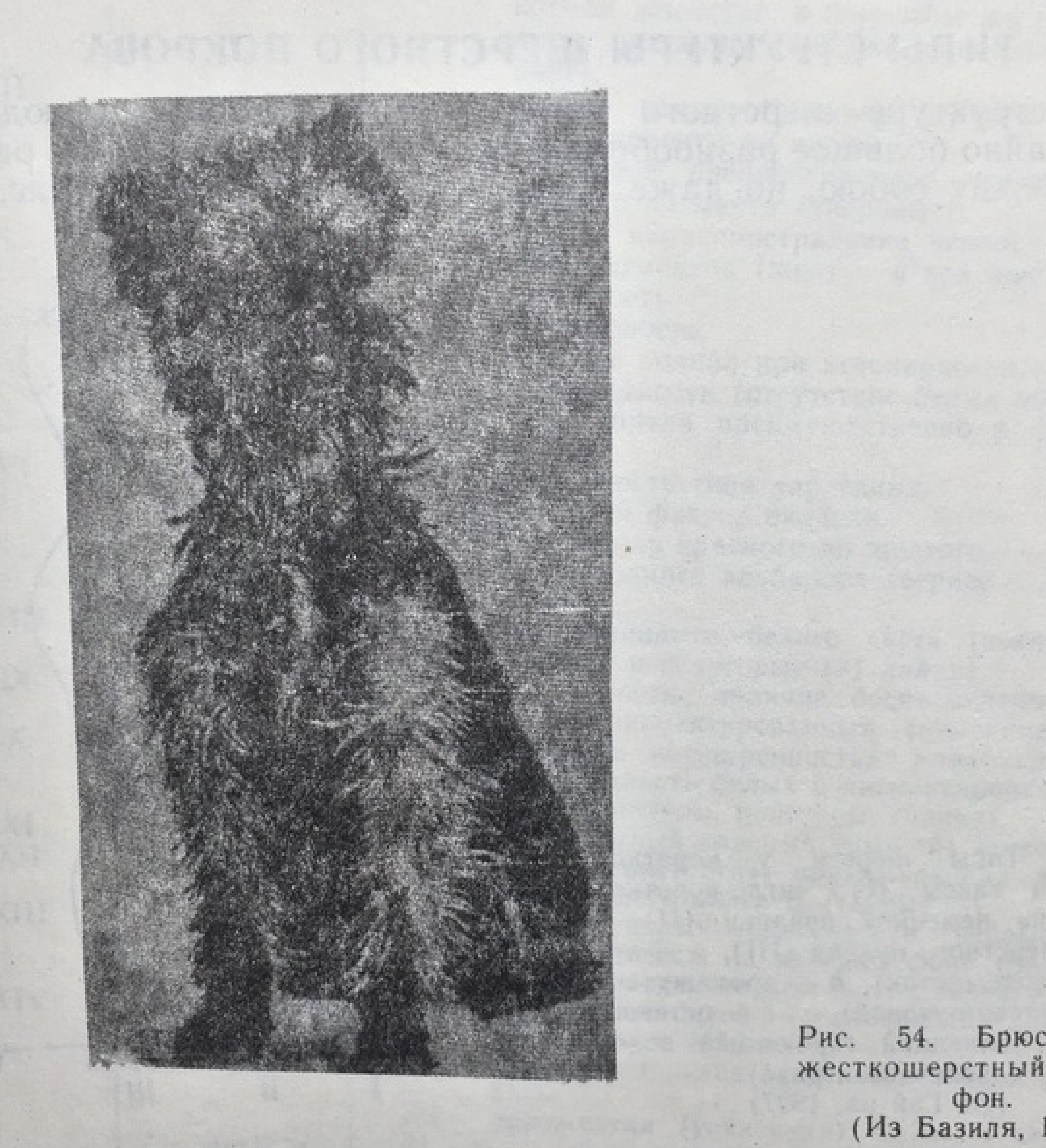


Рис. 54. Брюссельский жесткошерстный гриффон.
(Из Базиля, 1926)

Наследование длинношерстности изучено целым рядом авторов, начиная с Арн. Ланга в 1910 г.

В наследовании свойств шерстного покрова принимает участие по меньшей мере 3 пары генов:

$$L > l.$$
$$R > r.$$
$$N > n.$$

Рис. 55. Жесткошерстная немецкая овчарка.
(Из Базиля, 1926).



Рис. 56. Болонка.
(Из Базиля, 1926).

Рис. 57. Всклокоченно-волосая немецкая овчарка.
(Из Базиля, 1926).



Рис. 58. Шауроволосый черный пудель «Шнюренпудель»
(Из Базеля, 1926).

L — ген короткошерстности (Lang, 1910, и др.).
l — ген длинношерстности.
R — ген вихрастости и жесткошерстности (Anker, 1925).
r — его аллеломорф.
N — ген безволосости (нагота) (Plate, 1925 и 1930, Schotterer 1930).
n — ген, позволяющий образоваться нормальному обволосению.

Из этого вытекают следующие формулы:

Короткошерстный — *L r n*.
Длинношерстный — *l r n*.
Жесткошерстный — *TRn* и *lKn*.
Безволосый — *NN*.
Полунагой — *Nn*.

Как мы видим, короткошерстность доминирует над длинношерстностью. Однако повидимому у некоторых пород помимо генов *q*



Рис. 50. Иглошерстная немецкая овчарка.
(Из Базиля, 1926).

и *e* в наследовании длины шерсти принимают участие еще и другие гены, видоизменяющие проявление этого признака у гетерозиготов. У таких собак наблюдается при гетерозиготном состоянии гена длинношерстности своеобразная мозаичность, заключающаяся в том, что у одной и той же особи с короткой шерстью имеется и длинная шерсть, причем соотношение между тем и другим видом шерсти приблизительно равное. Такое явление называется у гибридов (короткошерстный)—пойнтеров (и длинношерстных) сеттеров, так называемых д р о н н е р о в, и у гибридов — английских борзых с густопсовыми.

Останавливаться на деталях подразделения шерстяного покрова не будем из-за недостатка места.

ЭКСТЕРЬЕРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФОРМЫ И ТЕЛОСЛОЖЕНИЯ

Совокупность всех внешних признаков данного животного называется экстерьером — от французского слова exterieur (внешность). Этот термин введен французским зоотехником Буржеля в 1862 году.

Тот идеальный экстерьер, который мы считаем наиболее желательным и типичным для данной породы, называется стандартом — от английского слова standard (мерка, норма, мерило, образец).

В понятие экстерьера входят, с одной стороны, качественные признаки — прежде всего признаки окраски—и с другой—количественно измеримые признаки телосложения. Последние и определяют главным образом тип телосложения и характер общего облика данной группы животных.

Наследование количественных признаков, в частности количественных экстерьерных признаков, обычно проходит в зависимости от целого ряда наследственных факторов. Как мы видели выше (см. часть II, глава 2), основным законом наследования количественных признаков является принцип Нильсона-Эле. При рассмотрении наследования экстерьерных особенностей телосложения и следует всегда иметь в виду сложность наследования в зависимости от нескольких генов.

Учет наследования количественных различий признака очень усложняется тем обстоятельством, что проявление количественного признака чрезвычайно сильно видоизменяется влиянием внешних факторов. Поэтому при отборе по экстерьерным количественным признакам следует учитывать большую фенотипическую изменчивость каждого количественного признака и вследствие этого добиваться предоставления наилучших условий для развивающихся щенков.

Ниже коротко упомянем ряд случаев наследования особенностей телосложения собак.

ТЕЛОСЛОЖЕНИЕ, РОСТ И ВЕЛИЧИНА

Наследование величины и веса, судя по данным Анкера и др., происходит по принципу Нильсона-Эле.

Рост наследуется промежуточно. Узкая грудная клетка доминирует над широкой. По данным проф. Геймана. форма туловища и телосложение сан-бернара доминирует над телосложением такса, форма же конечностей наследуется независимо от формы тела, и именно таксоногость доминирует над нормальным строением ноги (см. ниже, § 4. О наследовании «безобразного» строения туловища африканской собаки см. ч. II, гл. 5).

При скрещивании доберман-пинчера и ротвайлера телосложение рождающихся гибридов является промежуточным между той и другой породой.

По данным Ильина и Масленниковой, в образовании размеров отдельных частей тела немецких овчарок следует различать основные признаки и связанные с ними признаки, размер коих

обусловлен величиной первых и особенностями внешних условий развития. Так например у немецких овчарок нами было установлено существование так называемого индикатора ядра, состоящего из 3 признаков размера черепа, с которым связаны размеры 8 других органов, а с этими последними связаны размеры еще 6 органов (рис. 60). Таким образом гены количественных при-

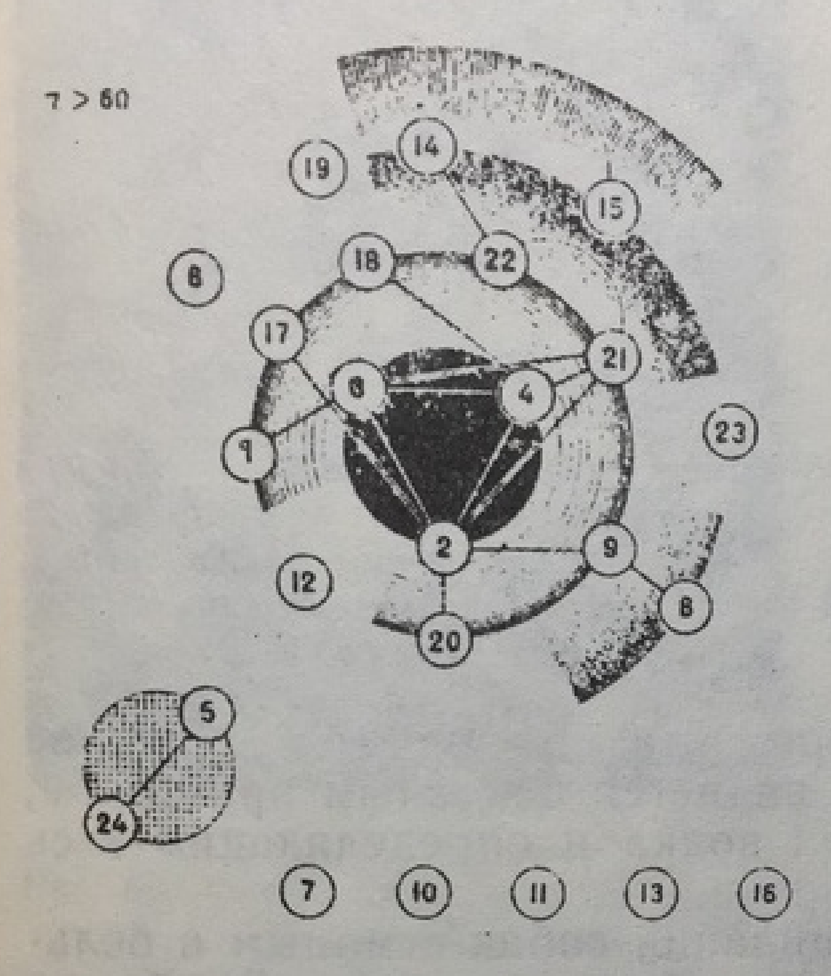
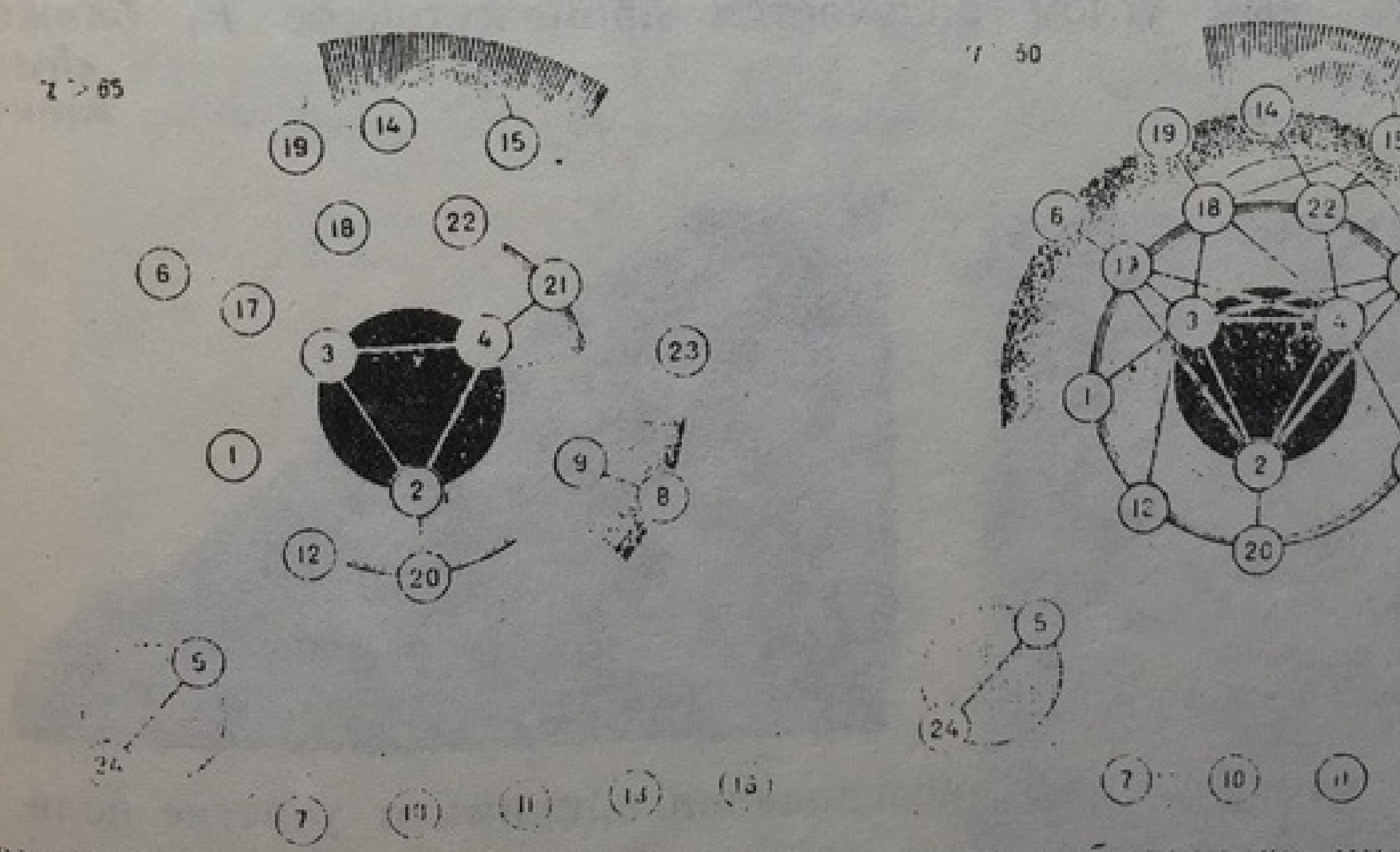


Рис. 60. Схема взаимосвязанности (корреляции) величины различных частей тела немецкой овчарки. Каждый кружок с номером внутри обозначает определенный промер на туловище, голове или конечностях. Черта между двумя промерами указывается на наличие связи (корреляции) между соответствующими промерами. Внутренний треугольник 3—4—2 представляет собою «индикаторное ядро», *r* — величина взаимосвязанности (коэффициент корреляции. Поверху указаны связи, корреляции, выше 50%, внизу справа — выше 60% внизу слева — выше 65%.
(Из Н. Ильина и Е. Масленниковой, 1930).



знаков могут определять величину лишь небольшого числа органов, которые чисто физиологически обусловливают размеры других органов и т. д.

ЧЕРЕП, ЕГО РАЗМЕРЫ И ФОРМА

Размеры черепа следуют принципу Нильсона-Эле. Что касается формы черепа, обусловленной соотношением количественных признаков черепных особенностей, то в этом отношении мы

располагаем уже теперь довольно значительными материалами.

Вридт (1929) показал наследование своеобразной короткощипости (коротконососости) пекинских собак (рис. 61 и 62) и длинно-щипости шнауцеров.

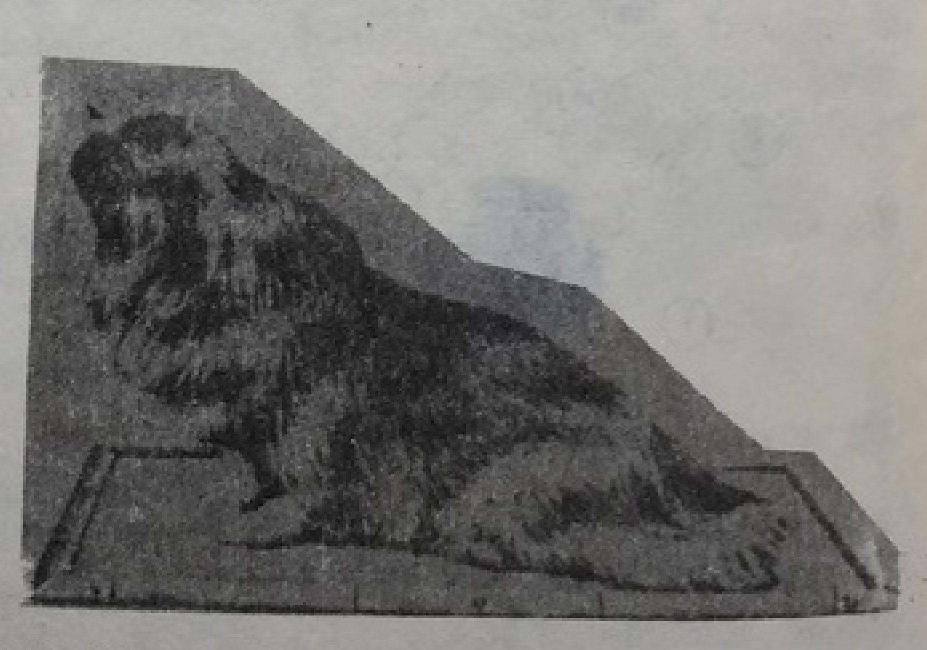
Бокельман—в 1920 г. и Ильин в 1930 г. показали наследование по Менделю так называемого орбитального угла, т. е. угла



Рис. 61. Гибрид коротконосой Пекинской собаки и нормальноносой (F_1 шнауцертакса) собаки. Рецессивность коротконососости. (Из Вридта, 1929).

между плоскостью, проходящей через глазные орбиты и лобной плоскостью. Этот орбитальный угол является основным признаком, отличающим череп собаки от черепа волка и определяющим весь облик и конфигурацию собачьего черепа.

Ильин показал, что при скрещивании собак с малым и большим орбитальным углом получается промежуточное F_1 ближе



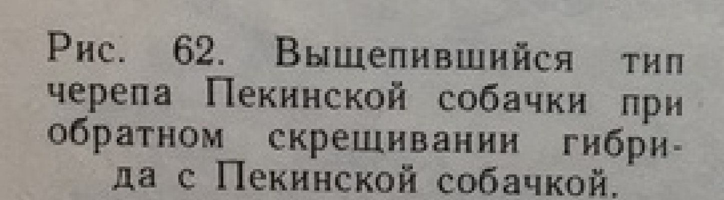


Рис. 62. Выщепившийся тип черепа Пекинской собачки при обратном скрещивании гибрида с Пекинской собачкой.

к более крупному углу. В наследовании принимают участие полимерные гены.

Следующим наследственным признаком черепа является форма скулового отростка верхней челюсти (в форме угла), имеющая, как показал Шеме (1922), также очень большое значение для формы черепа. Ильин (1930) различает 6 основных форм этого угла: острый, острый с закруглением вершины, дугообразный, промежуточный, тупой и развернутый почти до 180°. Первый тип является свойственным преимущественно волкам, последние же

два—исключительно одомашенным собакам (рис. 64). Остальные могут встречаться и у тех и у других.

При скрещивании собаки с «острым» углом этого отростка с собакой с «развернутым» углом в F_1, получается «промежуточ-



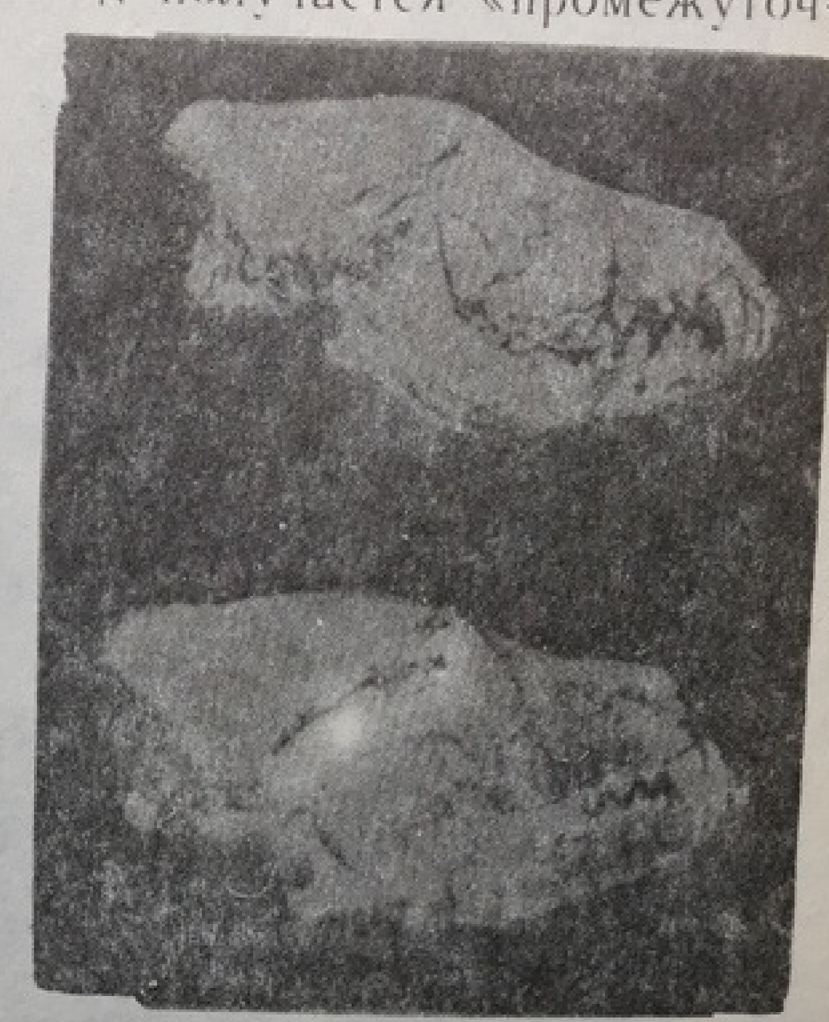


Рис. 63. Форма скулового отростка верхней части у немецких овчарок (слева) — «развернутый» и у волков (справа) — острый угол. (Из Н. Ильина, 1931).

ный» или «тупой» (рис. 64) угол, а в F_2 явное выщепление всех типов угла (рис. 65). В наследовании этого признака принимают

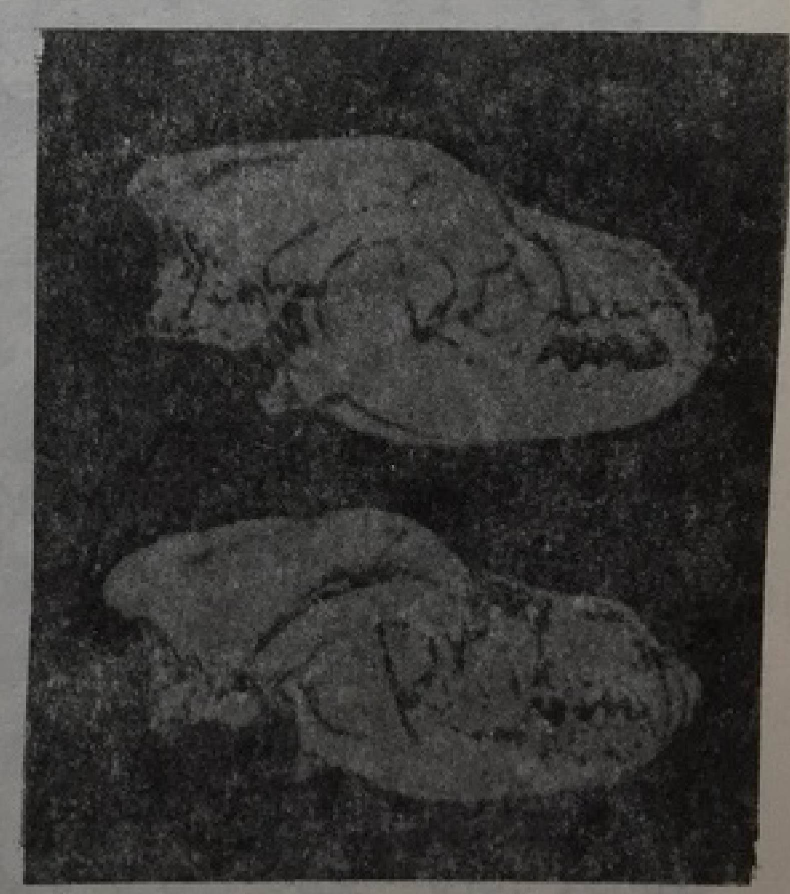


Рис. 64. Форма скулового отростка у F_1 гибрида волк×собака — «промежуточный» угол. (Из. Н. Ильина).

участие две независимых аллеломорфы. Доминирующие гены дают приближение к острому углу, рецессивные гены — к «развернутому» углу.

Не останавливаясь на деталях, упомянем еще ряд других наследственных особенностей черепа собаки (Ильин): величина слуховых пузырей (bullae) (рис. 66, 67 и 68), округлость, сплющенность и ребристость слуховых пузырей, скуловая ширина черепа (рис. 69).

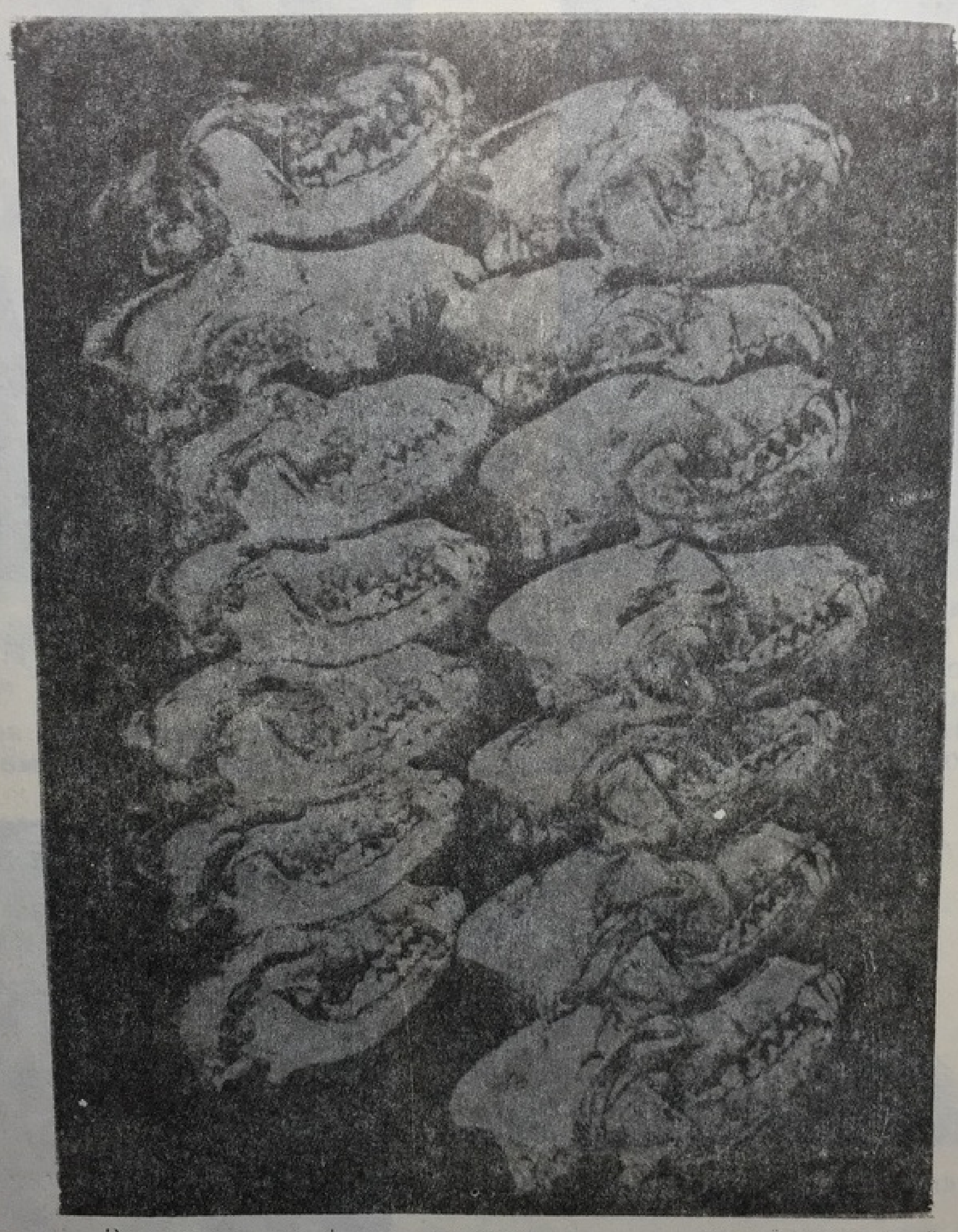


Рис. 65. Расширение по форме скулового отростка верхней челюсти в F_2 гибридов волка и собаки.
(Из Н. Ильина, 1931).

Кроме того—вероятно менделевское наследование следующих особенностей (Шеме): ширина верхней челюсти (доминирует над узостью)), ширина основания черепа, длина теменной кости, длина скуловой дуги.

Рис. 66. Слуховые пузыри округлые у волка (справа) и малые сплющенные у немецкой овчарки (слева).

Рис. 67. Наследование величины и формы слуховых пузырей при скрещивании волка с собакой. Сверху слева 2 черепа немецкой овчарки, справа—2 черепа волка, внизу — F_1 волко-собак.
(Из Н. Ильина, 1931).



Рис. 68. Расщепление по величине и форме слуховых пузырей в F_2 волко-собак. Крайний правый череп со слуховыми пузырями собачьего типа (малые, сплющенные), крайний слева — с пузырями волчьего типа (большие, выпуклые), посередине — промежуточные. (Из. Н. Ильина, 1931).

Рис. 69. Фото, показывающее разную ширину черепов: немецкой овчарки (слева), волка (справа), F_1 — гибридов волко-собак (посередине внизу).

Помимо этого, укажем еще, что, упрощенно говоря, широкая форма черепа и нижней челюсти доминирует над узкой, длинное темя рецессивно по отношению к короткому, длина лба наследуется промежуточно.

Интересно указать, что наследованию подвергается не только ряд отдельных черепных особенностей, но даже иногда и форма всего черепа в совокупности. Так например наблюдается интересное явление доминирования (неполного!) кирпичеобразной головы эрдель-террьера при скрещивании с доберман-пинчером, доминирование бульдогообразности и т. д.

УШИ И НОС

а) Еще Пляте в 1925 г. показал в скрещиваниях египетской безволосой собаки с пинчером, что висячее ухо доминирует над стоячим. Мои наблюдения дали подтверждение этому на фокстеррьерах Москвы. Так например любителям фокстерьеров известны случаи рождения собак со стоячими ушами от двух нормальных висячеухих собак (Ильин).

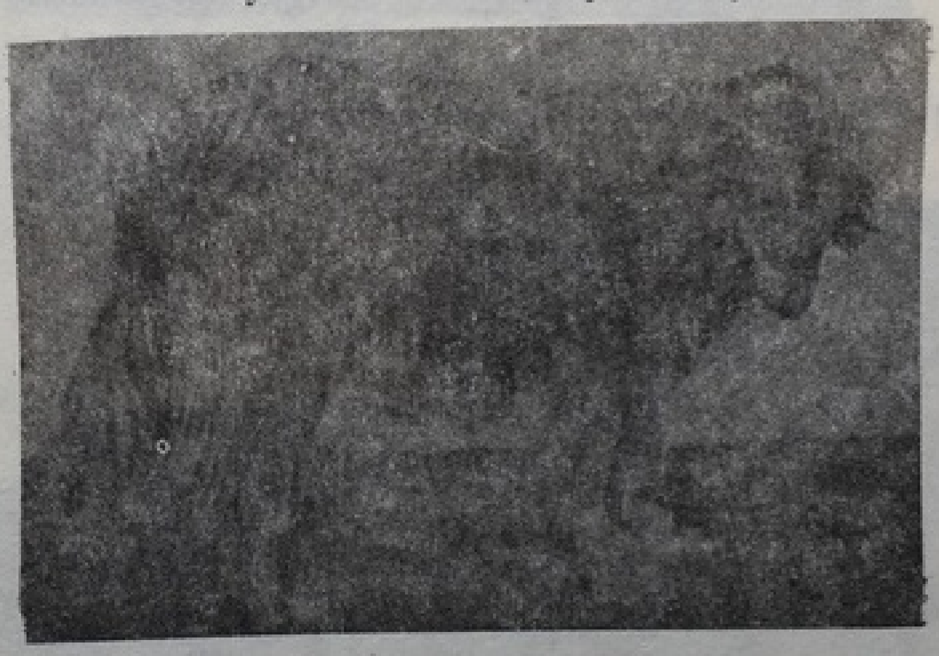


Рис. 70. Шотландская овчарка (колли) «Герой». (Ориг.)

Наши наблюдения показали, что мы имеем здесь дело с тройной аллеломорфой:

$$H^a > H > H,$$

где H^a — полустоячее ухо типа «колли», H — висячее, h — стоячее. При этом

$$H^a H^a = H^a H,$$

но Hh не равно HH, т. е. полустоячесть уха типа «колли» H^a доминирует полностью, висячесть H доминирует не полностью.

Наши наблюдения (Ильин, 1927—1930) позволяют дать следующие формулы.

$H^a H^a = H^a H = H^a h =$ полустоячие типа «колли» (рис. 70).
$HH =$ висячие.
$Hh =$ полувисячие (рис. 72).
$hh =$ стоячие (рис. 71 и 73).

Наследование постава ушей этим еще не исчерпывается, так как помимо упомянутых типов встречаются еще тип ушей, промежуточных между полустоячим ухом типа «колли» и полувисячим,

а именно: нижняя п о л о в и н а уха тверда и м о ж е т б ы т ь поставлена прямо (обычно же лежит), а верхняя половина висит (русские борзые, суданские борзые и др.).



Рис. 71. Немецкая овчарка со стоячими ушами ♀ «Веге» (Ориг.)

Кроме того у некоторых собак существует еще второй тип висячих ушей, рацессивных по отношению к стоячим.

Останавливаться на этом вопросе однако долее не будем.



Рис. 72. Немецкая овчарка с полувисячими ушами ♀ «Нипсе». (Ориг.).



Рис. 73. Своеобразная форма ушей и их обволосенности у беспородной дворняги. (Из Kolnische Zeitung)

б) Н о с. На наследовании формы носа останавливаться не будем и лишь упомянем о своеобразной расплющенности на две части носового зеркала, которую будем называть д в у н о с о с т ь ю. О такой «двуносости» у пойнтеров сообщал еще С а б а н е е в (1896).

Экспедиция кюнологической лаборатории обнаружила (1929) такое явление у лаек в области Коми. Мне пришлось наблюдать двуносость у большого количества особей среди боксеров и гибридов боксера с бульдогом (Киев, выставка в мае 1930 г. и другие места).

Наследуемость этого признака несомненна, но способ наследования не вполне ясен. Здесь однако мы повидимому имеем дело с неполно доминирующим признаком.

КОНЕЧНОСТИ И ХВОСТ

Таксоногость доминирует над нормальным строением ног, как это показал еще Ланг (1910). Ланг опубликовал описание полу-



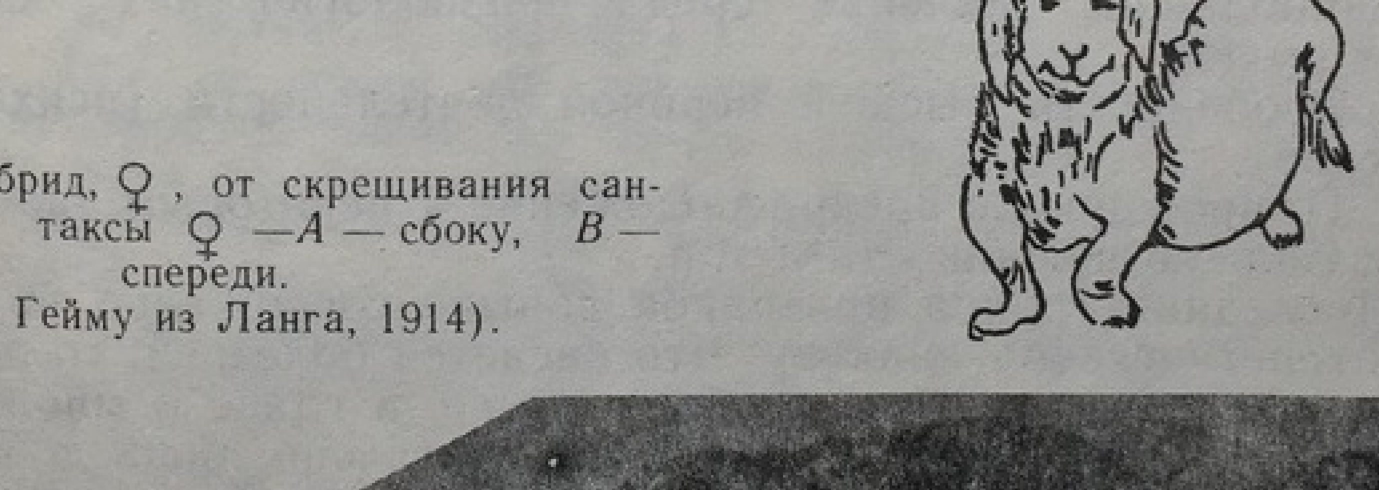


Рис. 74. Гибрид, ♀, от скрещивания санбернара и таксы ♀ — *A* — сбоку, *B* — спереди.
(По Гейму из Ланга, 1914).

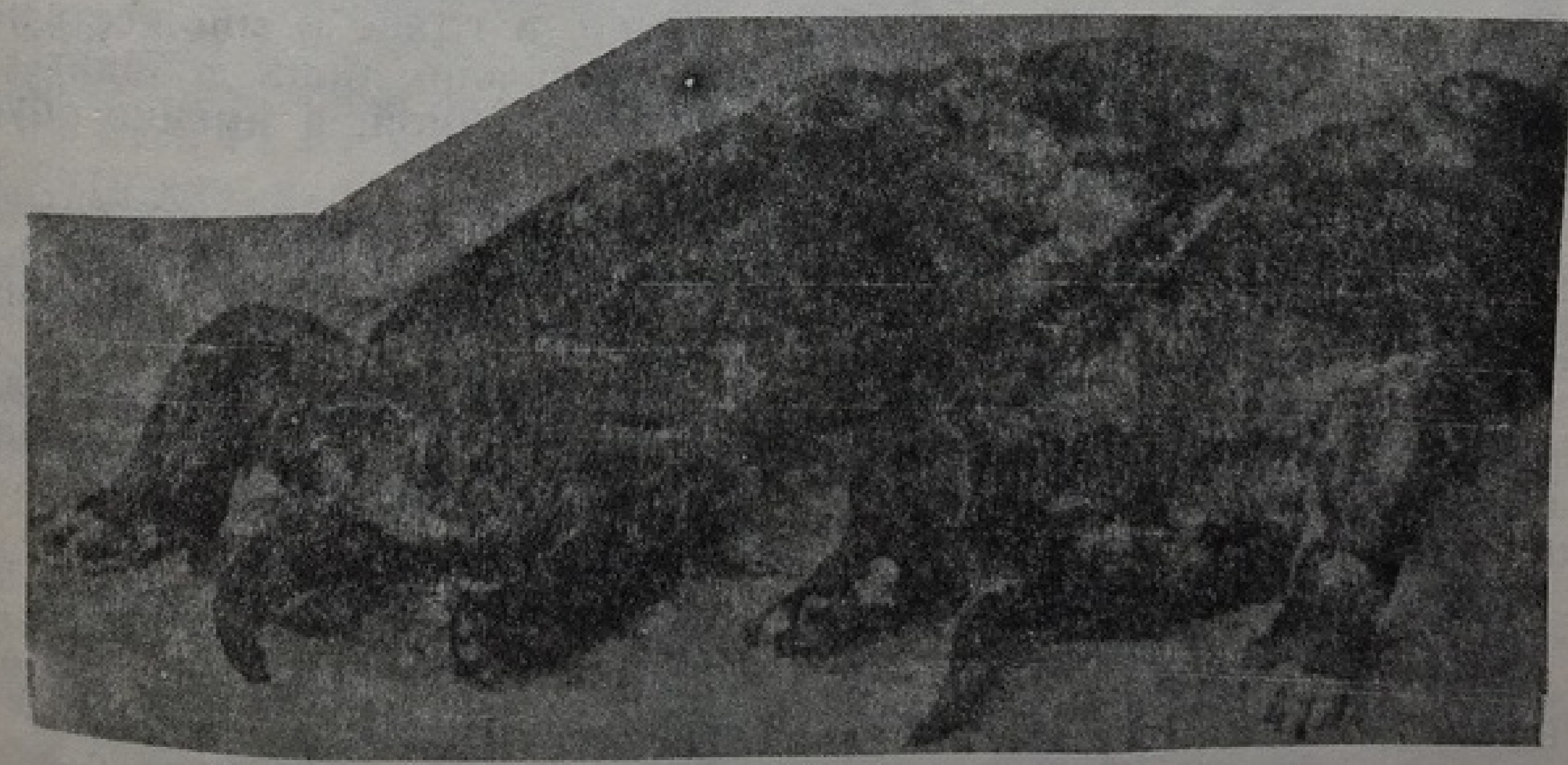


Рис. 75. Полидактильные щенки гибриды F_1 лайки и немецкой овчарки — на обеих задних лапах имеется помимо 4 нормальных, 5-й расщепленный на две части палец. (Ориг.)

ченной проф. Геймом комбинационной формы, имевшей туловище сан-бернара и ноги таксы (!) (рис. 74). Интересно отметить, что таксоногость появилась независимо среди европейских и американских собак в результате мутаций.

Наши наблюдения показывают неполное доминирование формы ног эрдель-терьера над ногами доберман-пинчера, ризен-шнауцера над немецкой овчаркой и т. д.

Имеется ряд данных, говорящих в пользу наследования излишнего против нормы (4 пальца) пятого пальца на задней ноге собак разных пород (прибылые пальцы) (рис. 75).

Что же касается хвоста, то о наследовании его длины мы уже говорили выше (ч. II, гл. 2 и 5, см. также ниже, ч. IV, гл. 5), упомянем здесь лишь, что не только длина хвоста, но и его форма и постав также наследственны. Следует лишь иметь в виду большую фенотипическую изменчивость способа держания хвоста как в зависимости от психо-физиологических особенностей данной особи, так и в зависимости от условий развития.

ГЛАВА XIII

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Наибольшее значение среди физиологических особенностей собак имеют:

1. Особенности высшей нервной деятельности (психо-физиологические).
2. Прирожденное предрасположение к некоторым заболеваниям.
3. Сила, выносливость и т. п.

Последняя группа признаков доныне совершенно не подвергалась генетическому анализу. Что касается болезней, то ряд данных об их наследовании был сообщен выше, в главе о множественном действии генов (ч. II, гл. 5). Здесь интересно лишь добавить, что прирожденная глухота является наследственной, а именно обусловливается одним рецессивным геном.

Анализ наследования признаков высшей нервной деятельности имеет чрезвычайное существенное значение для собаководства, но, к сожалению, мы пока не располагаем серьезными познаниями в этой области.

Единственными работами являются пока что исследования научно-исследовательской кюнологической лаборатории Ценртральной школы в/с РККА и некоторые данные, собранные Адаметцом.

Л. Адаметц сообщает, что активный, «почти нервозный» темперамент английского пойнтера наследуется по типу неполного доминирования. В степях Моравии были проведены под наблдением Адаметца скрещивания быстро работавших и потому легко доходивших до изнеможения в летнюю жару пойнтеров с малоподвижными, медлительными немецкими легавыми. Полученные таким путем гибриды обладали более уравновешенным темпераментом, пригодным для работы в местных условиях.

Наши опыты в научно-исследовательской кюнологической лаборатории Центральной школы собаководства дают нам некоторые ма-

териалы, показывающие возможность наследования тормозимости и возбудимости собаки. Одним из интересных результатов наших опытов являются особенности в поведении гетерозиготных собак. Гибриды первого поколения от скрещивания немецких овчарок с лайками лишь изредка получаются возбудимыми, но либо тормозимыми и заторможенными, либо инертными и лябильными (Ильин и Васильев). Если данное явление не обусловливается вредным действием плохих условий развития воспитания, то оно быть может должно быть поставлено в связь с накоплением доминантных генов, например доминантных однозначных факторов в F_1. Если это так, то это было бы случаем гибридной силы при скрещивании — гетерозиса, аналогичного тому, что наблюдалось Литтлем и Тиццером при изучении наследования предрасположенности к раковым заболеваниям (усиление роста новообразований в F_1) и т. п. Лишь во втором поколении можно обнаружить выщепление различных типов высшей нервной деятельности как тормозимых, так и возбудимых (Ильин и Васильев).

В более ясной форме наблюдали подобное явление при скрещивании волка с собакой: тормозимость первого поколения гибридов и выщепление возбудимых и тормозимых во втором поколении (Ильин).

Возможно, что данное явление не представляет собою лишь случайности но является выражением некоторой общей закономерности. Тем не менее это утверждение отнюдь не обусловливает и не требует такой же точно неизменности результатов скрещивания всех производителей и всех пород между собой. И в самом деле: опыт показывает, что гибриды F_1 доберман-пинчера с немецкой овчаркой и доберман-пинчера с эрдель-терьером часто бывают возбудимыми. Это обстоятельство показывает необходимость строго определенного набора различий в генах исходных родителей для получения описываемого результата. Если это так (что близко к полной доказательности), то и некоторые скрещивания определенных производителей — лаек и немецких овчарок могут дать уже в F_1 возбудимых потомков.[1]

Во всяком случае является очевидной наследуемость определенных типов предрасположений по линии высшей нервной деятельности в зависимости от ряда генов. Следует однако иметь в виду возможность сравнительно легкого превращения возбудимой собаки в тормозимую под влиянием чисто внешних факторов: перенесенной чумы, неправильного воспитания и дрессировки и т. п. Таким образом наряду с прирожденной тормозимостью (и отсюда часто—трусливостью) чрезвычайно часто бывает и приобретенная тормозимость. Одна и другая тормозимость сходны между собой лишь фенотипически, но не генотипически. В то время как тормозимость в первом случае будет передаваться по наследству, тормозимость во втором случае никакого наследсвенного влияни на потомство не произведет.

[1] В самое последнее время мы получили опытное подтверждение правильности этого последнего предположения, т. е. имеем возбудимых габридов первого поколения, от скрещивания определенных производителей: немецкая овчарка×лайка.

Весьма вероятно, что высота и тембр голоса собак (лая и воя) являются наследственными, так как отдельные семьи русских гончих обладали резко отличными, разными голосами, сохранявшимися при всех условиях восприятия.

Однако, надо сказать, что генетический анализ еще фактически почти не коснулся этой области, и вся работа здесь еще впереди.

ЧАСТЬ IV
МЕТОДЫ РАЗВЕДЕНИЯ И ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ СОБАК

ГЛАВА XIV

СЕЛЕКЦИЯ И МЕТОДЫ РАЗВЕДЕНИЯ

Слово «селекция» имеет троякий смысл. Во-первых, селекцией называют особый метод разведения животных, который сводится к отбору животных, обладающих ценными фенотипическими (фенотипический отбор) и генотипическими достоинствами (генотипический отбор). В этом понимании селекция есть один из методов разведения. Во-вторых, словом «теория селекции» обозначают науку которая изучает способы подбора производителей и различные методы разведения животных по их генотипическим и фенотипическим особенностям. И, в третьих, словом «селекция» обозначают совокупность практических мероприятий по улучшению животных и непосредственную практическую работу, которую ведет животновод в производстве с целью улучшения стада животных.

Обозначая IV часть именем «селекция», мы употребляем широкое толкование этого слова, подразумевая совокупность тех приемов и методов, которые употребляются при улучшении данной группы животных (т. е. селекция во втором смысле).

Основное содержание науки о селекции сводится к изучению методов разведения животных.

Что называется методом разведения животных? Методом разведения животных называют способы подбора производителей по их генотипическим особенностям и их здоровью. Ниже мы познакомимся с различными видами методов разведения с различными способами подбора производителей и кроме того познакомимся с теми общими принципами, которые необходимо проводит в жизнь при непосредственной работе по подбору производителей.

Прежде всего перейдем к ознакомлению с различными методами разведения животных. В зависимости от общих целей, которые преследует разведение животных, все методы разведения могут быть разделены на две группы: так называемые консервативные методы и прогрессивные методы.

Как показывает само название, консервативные методы разведения ставят своей целью в основном сохранить и поддержать на определенном уровне то, что уже имеется в нашем распоряжении.

Прогрессивные методы разведения, наоборот, ставят своей задачей непрерывное улучшение данной породы животных, непрерывное продвижение вперед с целью значительного изменения всего облика стада.

На практике в большинстве случаев пользуются консервативными методами с некоторым уклонением в прогрессивность. Разделение на прогрессивные и консервативные методы является условным, как и целый ряд других разделений; на практике мы встречаемся обычно с некоторым «средним» направлением племенной работы.

В настоящее время, в период реконструкции всего нашего собаководства, мы стоим перед большой и очень важной проблемой повышения племенных достоинств наших служебных собак, и потому перед каждым работником служебного собаководства стоит ныне задача усвоения и проведения на практике чисто прогрессивного направления в разведении.

К консервативным методам разведения относится прежде всего так называемое чистое разведение. К прогрессивным методам или же к методам консервативным с уклоном в прогрессивность относится целый ряд более специальных методов разведения, с которыми мы познакомимся ниже.

Что представляет собою «чистое разведени»? (по английски — «пюр бридинг» — puge breeding).

Чистым разведением в обычном животноводческом смысле слова называют такое разведение, при котором спариваемые производители отличаются лишь в тех признаках, которые считаются несущественными для характеристики данной расы или породы. Животновод недавнего времени полагал, что чистое разведение чем-то принципиально отличается от любого другого спаривания производителей, и поэтому животноводы старого времени спариванию производителей при чистом разведении противопоставляли спаривание разнородных производителей, которое они именовали скрещиванием. В действительности однако никакой принципиальной разницы между спариванием и скрещиванием нет. Поэтому в настоящее время мы употребляем термины «спаривания» и «скрещивание» как равнозначащие слова. Чистое разведение отличается от разнородного скрещивания только количественно, но не качественно. При скрещивании друх собак, относящихся к одной породе, мы нередко наблюдаем столь же большое различие в генотипе, как и при скрещивании собак, относящихся к разным породам.

В самом деле: мы хорошо знаем, что тот материал, который именуется чистокровным или племенным, в действительности почти никогда не бывает гомозиготным, являясь в большинстве случаев гетерозиготным по нескольким, а иногда и по многим генам. Таким образом, хотя мы и производим чистое разведение, но никогда не гарантированы от возможности расщепления в потомстве, что мы и наблюдаем постоянно в настоящее время.

Несмотря на то, что чистое разведение по существу не является «чистым» в истинном смысле этого слова, все-таки это разведение имеет ряд преимуществ, заключающихся в том, что, работая методом чистого разведения, мы имеем дело с материалом, более

или менее отобранным по данным признакам и таким образом хотя бы частично устоявшимся в отношении той или иной группы генов; большинство собаководов должны заниматься так называемым чистым прогрессивным разведением, т. е. спариванием собак одной породы с целью увеличения количества однотипных собак и дальнейшего повышения их служебных и генотипических качеств.

Этот метод разведения имеет очень большие преимущества для повседневной практической работы и, собственно говоря, должен быть единственным для работы рядового собаковода и собаковода-осоавиахимовца, хотя полной гарантии в чистоте материала у нас далеко нет, но все-таки некоторую уверенность мы имеем.

Если мы в действительности хотим добиться чистоты разведения, то неизбежно должны перейти на более высокую ступень разведения, которая уже по существу представляет собою некий своеобразный метод, применяемый при любом виде производителей. Этот метод заключается в так называемом родственном разведении, к ознакомлению с которым мы должны сейчас перейти.

ГЛАВА XV

РОДСТВЕННОЕ РАЗВЕДЕНИЕ (ИНБРИДИНГ)

По родственным разведением понимают однократное или повторное спаривание животных, более или менее близко родственных между собою; этому понятию соответствует английский термин инбрид (Inbreeding) и немецкий—инцухт (Inzu't). При этом в случае спаривания родителей с детьми или брата с сестрой говорят о кровосмешении (инцест); в случае скрещивания животных, находящихся во второй, третьей или четвертой степенях прямого или бокового родства, говорят о близком разведении (клоз-бридинг), и наконец в случае скрещивания родственников, относящихся к одной заводской линии, говорят о разведении по линиям (ляйн-бридинг). Название «родственное разведение» применяется как для обозначения скрещиваний при самых близких степенях родства (братья—сестры, отец—дети), так и для обозначения инбрида вообще, независимо от степени родства.

Среди животноводов вообще и собаководов в частности широко распространено убеждение во вредном действии инбрида, применяемого как при близких, так и при более далеких степенях родства. Влиянию родственного разведения приписываются общее ослабление телосложения собаки, уменьшение плодовитости (т. е. количества щенков в одном помете), большой процент мертворожденных, слабость и малая устойчивость молодняка против неблагоприятных внешних условий, уменьшение веса рождающихся животных, наклонность к рахиту, появление бульдожьей челюсти, появление белых отметин, ослабление пигментации и т. д.; трудно найти такой отрицательный с точки зрения собаковода признак, появление которого не приписывалось бы действию инбрида. Убеждение это настолько сильно, что большинство собако-

водов на спаривание брата с сестрой среди породистых собак смотрят как на совершенно недопустимое явление.

Для каждого собаковода-практика, не говоря уже о специалисте-собаководе, необходимо точно знать, насколько справедливо мнение о безусловной вредности инбрида, как такового. Каковы же фактические данные по этому вопросу? Наблюдаются ли в действительности вышеперечиленные явления как следствия родственного разведения?

Как например влияния родственного разведения приведем изменения, наблюдаюшиеся у сан-бернаров из отродья (племени) так называемого гошпиц-гунде. По свидетельству немецкого ветеринарного врача Р. Шеме (Shame), у этих собак, разводимых в течении многих лет без участия посторонних производителей, наблюдаются наклонность к исчезновению пигмента, укорочение верхней челюсти и выдающаяся нижняя челюсть («бульдожий прикус»), частое появление рахита, слабое развитие костяка (с «рыхлыми» костями), порочные задние ноги и т. д.. Эти данные нередко приводятся собаководами в доказательство вреда от инцухта.

Штауб (Staub) произвел сбор свдений относительно условий разведения и содержания этих собак. При этом было установлено, что гошпид-гунде в течении многих поколений содержались в очень плохих условиях существования: они жили в помещениях холодных и сырых, с полом, выложенным каменными плитами; пища была чрезвычайно скудна и заключалась в жидкой похлебке с хлебом и кукурузой; суки не имели почти никакой возможности к достаточно нормальному физическому развитию, ибо не обладали достаточным выгулом, и т. д. Само собой понятно, что такие условия содержания никоим образом не могут способствовать улучшению расы или даже развитию признаков потомства на уровне нормального состояния; очевидно именно эти плохие условия содержания собак и ответственны за появление и развитие вышеперечисленных отрицательных особенностей у гошпицгунде.

Следует отметить, что собаководственная практика прямо перенасыщена аналогичными примерами, основывающимися на недостаточной изученности того или иного случая. Кроме того необходимо подчеркнуть, что все более или менее отрицательные с точки зрения практика признаки, появление которых приписывается влиянию инбрида, появляются не только при спаривании близких родственников, но и при скрещиваниях безусловно неродственных между собою производителей. Следовательно разбор наблюдаемых на практике случаев никоим образом не может нам дать указаний — является ли появление того или иного вредного признака результатом действия инбрида самого по себе, или же оно является следствием тех же причин, что вызывают появление подобного свойства и при скрещиваниях неродственных. Очевидно, что случайные наблюдения, производимые практиками, недостаточны для решения нашего вопроса, и для этого необходимы специально поставленные, планомерно проводимые опыты.

Такого рода опыты были поставлены и на собаках (о них я сообщу ниже), но особенный интерес представляют собою опыты,

проведенные на крысах и морских свинках ввиду большей длительности опыта и большего количества исследованных поколений.

Опыты по инбриду белых крыс были начаты американским исследователем Еленой Кинг (King) в 1909 г. с двумя парами крыс, происходящими из одного помета. От этих двух пар крыс путем постоянного скрещивания брата с сестрой из одного и того же помета были получены две линии, ведомые в теснейшей степени родственного разведения — кровосмешения; потомство одной пары никогда не спаривалось с потомством от другой пары. До 1923 г. всего было получено свыше 7 тыс. пометов, заключающих свыше 50 тыс. крыс; данные об инбриде простираются на 40 последовательных поколений.

При разведении производился суровый отбор. Все слабые, мелкие и порочные животные удалялись, и к спариванию допускались самые крупные и наиболее сильные особи.

В первых же поколениях инбрида крыс обнаружилось проявление вредного действия инбрида, как его представляют себе многие собаководы. В одном поколении за другим наблюдалось беспрерывное падение силы и жизнеспособности животных; численность животных в помете стала быстро падать, упав с величины 6,8 особей в первом поколении до величины 5 особей в помете в третьем поколении; многие из родившихся были очень легковесными, среди них часто встречались уроды, очень много было мертворожденных, а некоторые самки даже оставались бесплодными. Поверхностный наблюдатель, удовлетворившись описанной картиной, пришел бы к выводу, что уже 3—4 поколения инбрида у крыс дают резко выраженное вредное действие на жизнеспособность. Но тщательный исследователь при каждом опыте ставит контрольные наблюдения над нормальными животными, не находящимися под опытом. В данном опыте оказалось, что контрольные животные (живущие при тех же условиях, что и инбридированные, но происшедшие от постоянно неродственных скрещиваний) обнаруживали точно такие же признаки «вырождения», что и инбридированные животные. Как только условия существования подопытных и контрольных крыс, в частности характер получаемой пищи, подверглись коренному изменению, тотчас же как в потомтсве контрольных, так и инбридированных крыс исчезли все вышеописанные признаки дегенерации: вес рождающихся повысился, уродства исчезли, плодовитость увеличилась. Таким образом очевидно, что и в данном случае не инбрид был причиной всех этих неблагоприятных изменений в потомстве, а исключительно неблагоприятные условия существования.

Как только неблагоприятные условия были заменены нормальными, плодовитость, жизнеспособность, развитие и вес инбридированных животных не только быстро достигли нормы, но даже о б о г н а л и такие же величины у контрольных неинбридированных животных. Инбридированные животные обладали большим весом, нежели контрольные, большей плодовитостью и т. д.; так например на протяжении 25 поколений инюрида среднее количество детенышей в помете было 7,39, в то время как у неинбридированных крыс — 6,75 т. е. практически та же величина, с кото-

рой был начат опыт (6,8). При всем этом потомство одной пары хотя и незначительно, но чрезвычайно ясно отличалось от потомства другой пары: крысы от одной пары обладали несколько большей плодовитостью, а крысы от другой исходной пары характеризовались более ранним наступлением половой зрелости и большей продолжительностью жизни.

Что нам дает этот опыт? Он показывает, что *инбрид, сопровождаемый отбором, быстро приводит к улучшению данной группы животных* в отношении к отбираемым признакам. Улучшение это происходит путем закрепления тех наследственных особенностей, которые имелись у исходных предков инбридируемых животных, этим последним и объясняется некоторое различие между потомством от первой и от второй исходных пар крыс.

Изложенный вывод не вызывает никаких сомнений, ибо он подтверждается всей совокупностью данных опытов *Кинг*, небольшую часть которых я изложил выше.

Значение наследственных особенностей взятых производителей для того или иного характера образуещегося потомства при инбриде с еще большей ясностью вытекает из опытов родственного разведения морских свинок, детально изученного американским ученым С. *Райтом* (Wright). Опыты были начаты в 1906 г. с 35 парами морских свинок, от 23 из которых были получены отдельные семьи путем тесного инбрида (инцеста) братьев с родными сестрами. Работа производилась до 1921 г. включительно, за каковое время было получено свыше 30 тыс. животных, обнимающих до 20 поколений. В отличие от опытов с инбридом крыс никакого отбора разводимых морских свинок не производилось.

При рассматривании всего материала из этих опытов удалось установить понижение плодовитости и жизнеспособности потомства. Однако детальное обследование отдельных инбридированных семей показало, что между ними наблюдаются очень сильные отличия. Так например в то время как одна семья давала большой процент мертворожденных, другие семьи рождали очень мало мертворожденных; одни семьи давали малое количество детенышей в помете, другие семьи — большое количество; одни рождали легковесных детенышей, другие — полновестных; одни приносили молодняк, медленно растущий, другие — быстро растущий; одни состояли из животных, сильно восприимчивых к туберкулезу, другие превосходили неинбридированных свинок в отношении устойчивости против туберкулеза и т. д.

Таким образом между отдельными семьями наблюдались ясно заметные отличия. Напротив, внутри отдельных семей наблюдалось полное сходство в отношении всех наследственных признаков — как физиологических: плодовитость, скорость и характер роста и развития, общая жизнеспособность, устойчивость против заболевания и т. п., так и внешнеморфологических: окраска, расцветка и прочие признаки формы. *Инбрид в течении многих поколений автоматически привел к подбору и закреплению однообразных наследственных факторов.*

Если родители обладают наследственными факторами, обусловливающими проявление отрицательных («вредных») признаков,

то вся инбридированная семья, полученная от этих родителей, проявляет соответственные отрицательные признаки; если же исходная родительская пара обладает генами положительных («полезных») признаков, то именно эти признаки оказываются закрепленными в их инбридированном потомстве. И в том и в другом случае спустя короткий срок инбрид автоматически приводит к образованию однородной группы вполне гомозиготных животных, при разведении обнаруживающих идеальную константность; следовательно инбрид сам по себе не оказывает вреда, а при хорошей наследственности ведет к получению таких же жизнеспособных и сильных потомков, как и при прочих видах разведения, но при отборе даже быстро приводит к улучшению. Этот вывод вытекает не только из изложенных выше опытов, но также и из многочисленных других опытов, как например опыты по инбриду коз, опыты на овцах, рогатом скоте и т. д.

Длительный инбрид уменьшает гетерозиготность и увеличивает гомозиготность данной группы. Скорость повышения гомозиготности выражена С. Райтом в точной формуле.

Прирост числа гомозигот, само собой понятно, зависит от степени родства инбридируемых животных и от числа поколений инбрида.

При самооплодотворении (возможном только у низших организмов) процент гомозигот уже во втором поколении достигает свыше 85, а в четвертом поколении — свыше 95.

При скрещивании братьев с сестрами скорость увеличения гомозиготности медленнее, хотя практически достаточно велика и является наибольшей из всех возможных случаев разведения собак. С величины в 50% гомозигот через восемь поколений инбрида брата с сестрой величина гомозиготности достигает 90%, а через 11 поколений — 95%. Приблизительные числа увеличения гомозиготности при инбриде брата с сестрой дает следующая учетная таблица:

Поколение инбрида		Приблизительный % гомозиготов
Исходная, случайно-скрещивающаяся группа		50
2-е поколение	около	70
4-е »	»	80
6» »	»	85
8» »	»	90
10» »	»	94
12» »	»	96
14» »	»	98

При постоянном инбридировании двоюродных братьев с двоюродными сострами увеличение гомозиготности идет более медленным темпом. Так через 8 поколений число гомозигот будет приблизительно 75%, а через 12 поколений приблизительно 82%. При более далеких степенях родственного разведения увеличение числа гомозигот идет еще медленнее (рис. 76).

Еще медленнее конечно образование гомозиготных групп при неродственных скрещиваниях.

Оба основных вывода из опытов инбрида, описанных выше — вывод о безвредности инбрида самого по себе и вывод об автома-

тическом подборе однообразных наследственных факторов—находят полное подтверждение и на собаках.

Очень интересный опыт на собаках был специально проведен ученым Ш а п о р у ж е м (Chapeaurouge). Он получил гибрида мопса с боксером и скрестил его с его же матерью—мопсом; полученных таким образом самцов он опять скрещивал с этой же сукой—мопсом в течении ряда поколений.

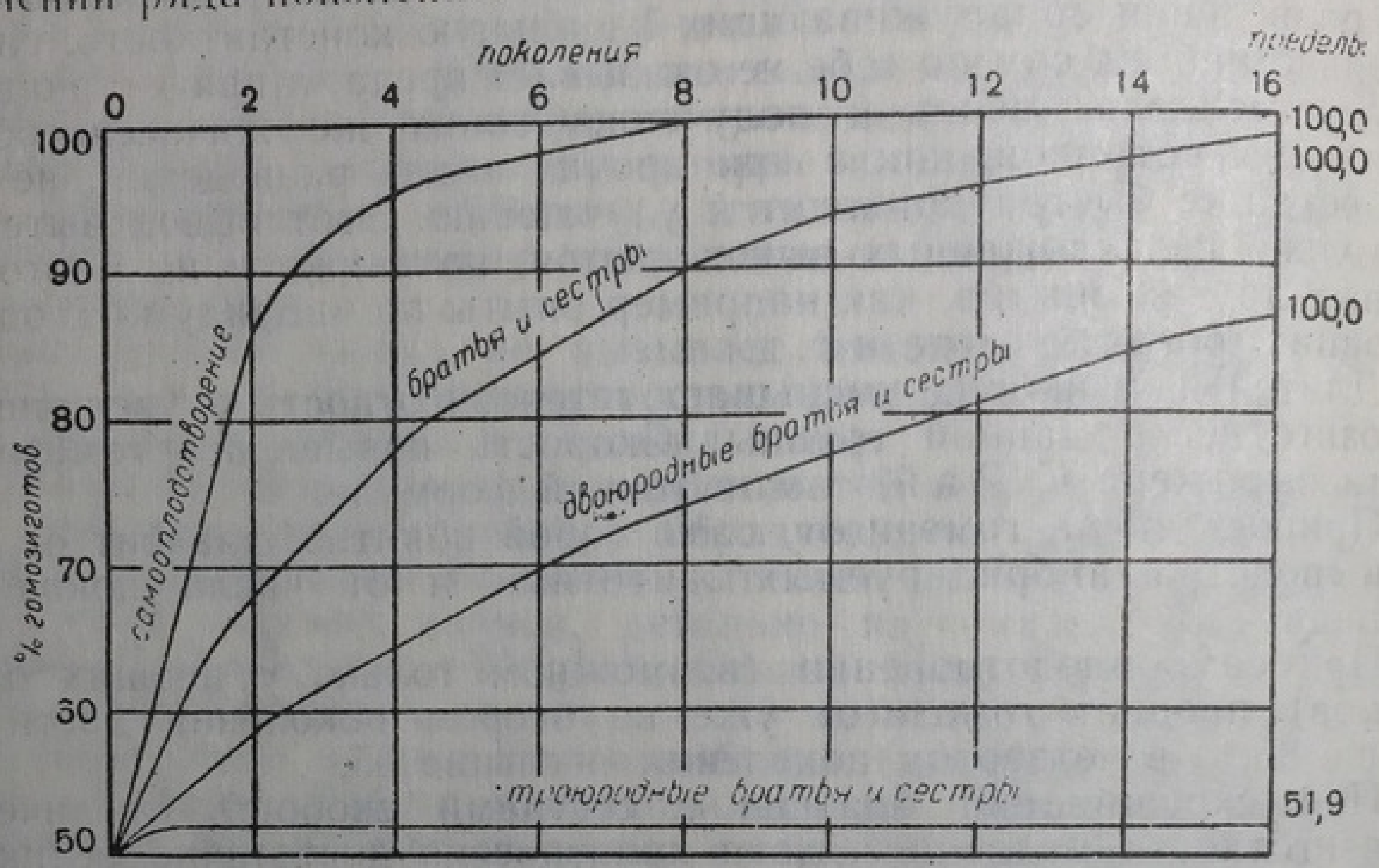


Рис. 76. Падение гетерозиготности при гибриде. По вертикали — процент гетерозиготных особей.
(По Райту, 1922).

Это скрещивание может быть передано следующей схемой:

♀ M_1 (мопс) × ♂ B_1 (боксер)

1-е поколение	♂ B_2 × ♀ M_1
2-е »	♂ B_2 × ♀ M_1
3-е »	♂ B_4 × ♀ M_1
4-е »	♂ B_5 × ♀ M_1
	и т. д.

Ясно выраженное кровосмешение в этом опыте не оказало никакого вредного влияния на здоровье и жизнеспособность рождавшихся и выращенных собак, число которых в данном опыте достигло около 50. (В с е рождавшиеся собаки обязательно обследовались лично Ш а п о р у ж е м, так что ошибок быть не могло). Напротив, Ш а п о р у ж полагает, что отметил благоприятное воздействие этого скрещивания на здоровье рождающихся щенят.

При этом необходимо указать, что кобель B:, сын суки—мопс M_1 и одновременно ее внук, правнук и праправнук—обнаруживали почти полное сходство с типом мопса, приближение к которому начиная с B_2 с каждым поколением становились все больше, так что пятое поколение помесей практически уже представляло собою семью мопсов.

Таким образом эти опыты Шапоружа целиком и полностью согласуются с общими выводами о действии инбрида, которое я изложил выше.

В практике разведения собак можно найти очень много примеров безвредного действия многократно применяемого инбрида. Шапоруж приводит родословную одного из знаменитых английских сеттеров — «Дэзи I», которую мы даем здесь в сокращенном виде.

Таблица 10

Кора II												Шпинг															
Кора I				Фред I								Кора Блэр								Рок II							
Белле I		Дези I		Молль II				Рок (*а*)				Джет I				Регент				Джет I				Регент			
Стар. Молль	Понто	Стар. Молль	Понто	Белле I		Дэзи I		Пег		Рок		Молль II		Пилот		Молль II		Пилот		Молль II		Пилот		Молль II		Пилот	
				Стар. Молль	Понто	Стар. Молль	Понто	Белле I	Дэзи I	Молль I	Пилот	Белле I	Дэзи I	Белле I	Дэзи I	Белле I	Дэзи I	Белле I	Дэзи I	Белле I	Дэзи I	Белле I	Дэзи I	Белле I	Дэзи I	Белле I	Дэзи I

Из этой родословной мы видим, что среди предков «Дэзи I» приводился довольно сильный инбрид. В этой родословной с 5 поколениями имеется всего лишь 25 предков, тогда как в том случае, если бы родственных спариваний здесь не было, а все предки были бы различными животными, число их равнялось бы 62. Это показывает частое применение инбрида в этой семье. Это не помешало рождаться в этой семье первоклассным собакаи.

Шапоружи Шеме дают много примеров применения инбрида среди собак без всяких вредных последствий. Оказывается, что сильный инбрид без отрицательных результатов применялся среди многих их пород, например среди английских сеттеров, фокстерьеров, таксов, пойнтеров, английских борзых, дакель-гунде и др.

Все вышесказанное показывает, что есть большое количество случаев, где родственное разведение или же было совершено безразличным (ни вредным, ни полезным), или же приносило большую пользу, укрепляя и усиливая желательные полезные признаки.

Но наряду с такими случаями изредка встречаются примеры безусловного вреда, появляющегося в результате близкого родственного разведения. Возникает вопрос: чему должно быть приписано это вредное влияние? Является ли это следствием действия

инбрида самого по себе, или же тут имеются какие-либо другие причины? Как ясно из изложенного и ныне это совершенно точно установлено, что вредные последствия инбрида могут наблюдаться только при так называемой плохой наследственности производителей, т. е. в том случае, если спариваемые животные являются обладателями в скрытом состоянии (например в гетерозиготном) одинаковых наследственных факторов, вызывающих заболевание животного, понижающих жизнеспособность или даже влекущих за собою смерть; в случае соединения двух половых клеток, несущих эти «вредные» наследственные факторы, рождающиеся потомки оказывают гомозиготными по этим факторам, проявляя пониженную жизнеспособность и т. п.

Наследственные факторы, наличие которых в двойном количестве ведет к тому, что животное оказывается маложизнеспособным и погибает на той или другой стадии развития, получили, как мы уже знаем, название летальных, т. е. несущих смерть, более слабо действующие гены — название полулетальных (см. ч. II, гл. 5).

Понятно, что в случае скрещивания двух родственных производителей, вероятность появления в потомстве собак, гомозиготных по таким летальным генам, более велика, чем в случае скрещивания неродственных собак. Появление этих маложизнеспособных собак собаковод может приписать родственному разведению, но само собою понятно, что это не является следствием инбрида как такового, но проявления факторов, имевшихся в гетерозиготном состоянии у производителей. Вполне очевидно, что рождение таких гомозиготных по летальному гену собак с ослабленной жизнеспособностью наблюдается не только при спаривании родственных производителей, но и при скрещивании особей, безусловно не родственных между собой.

Само собой понятно, что опасаться выщепления таких животных с летальными факторами можно только в том случае, если мы имеем дело с производителями, происходящими из семей, обладающих такого рода факторами.

Если при работе в большом масштабе (в питомниках, больших стаях и т. д.) желают освободиться от таких летальных факторов то необходимо провести сильный инбрид, чтобы путем его разыскать семьи, свободные от них. При проведении одновременно строгого подбора (как по фенотипу, так и по генотипу) можно добиться полного очищения данного завода от нежелательных признаков и одновременного закрепления отбираемых признаков.

Подведем теперь итоги.

1. Родственное разведение само по себе безусловно не оказывает никакого вреда.

2. Родственное разведение в короткий срок автоматически ведет к подбору однообразных наследственных факторов соответственно к образованию однородной группы животных.

3. Вредным инбрид может быть только при «плохой наследственноти».

4. Родственное разведение является верным средством очищения данной группы животных от нежелательных наследственных признаков.

5. При отборе родственное разведение дает очень быстрое закрепление отбираемых признаков, что ведет к улучшению инбридируемой группы животных.

6. Производители из инбридированной семьи обладают гораздо большей степенью гомозиготности и следовательно «константности в разведении», нежели производители, получаемые отбором при неродственном разведении.

ГЛАВА XVI

ЧИСТЫЕ ЛИНИИ И ОТБОР

При тесном инбриде, т. е. при непрерывном последовательном скрещивании братьев с сестрами, получаются, как мы видим, однородные в генотипическом смысле линии животных. Эти однородные линии животных получили название кровных линий, или же блюд-лайн (blood line). Идеалом селекционной работы и должно являться получение кровных линий.

Конечно название такой линии—«кровная» является чисто условным, так как никакой связи между кровью и передачей по наследству отдельных генотипически обусловленных признаков нет. Кровная линия обладает высокой степенью гомозиготности, причем гомозиготность тем больше, чем больше поколений инбрида прошло с момента начала работы.

Кровная линия является группой животных до известной степени аналогичной чистой линии, которая наблюдается только у растений. Под выражением «чистая линия» подразумевается потомство, происходящее от одной особи, размножившейся путем самооплодотворения. Такого рода потомство конечно может быть получено только у организмов, могущих соответственным образом размножаться, т. е. у растений. Хотя у животных «чистой линии» в строгом смысле получить нельзя, но на практике нередко блюд-лайн неправильно называется чистой линией. Только тот материал может быть сочтен высокоценным, который содержит большое количество кровных линий по данным хозяйственно-полезным признакам.

Чистая линия противопоставляется так называемой популяции (население)—от латинского слова populus (народ). Популяцией называется фенотипически и генотипически разнородная группа животных, представляющая собою смесь большого количества генотипов. С популяцией мы всегда имеем дело, когда начинаем работать на каком нибудь исходном материале (обычно генотипически мало изученном). Таким образом можно сказать, что все ныне живущее население в Москве составляет «популяцию людей Москвы».

Чистая линия и популяция резко отличаются между собою в изменениях, которые происходят в той или другой при воздействии естественного или искусственного отбора.

Регулярно проводимый даже чисто фенотипический отбор может произвести чрезвычайно резкое изменение в облике всей данной группы животных. (Учение о большом значениии естественного и искусственного отбора легло даже в основу эволюционной

теории, разработанной Дарвином). Может возникнуть вопрос: до какой же степени отбор, проводимый в данной группе животных, может давать результаты. Если взять популяцию и производить в ней искусственный отбор, то нетрудно убедиться, что этот искусственный отбор из поколения в поколение даст например увеличение средней величины веса данной группы. Но это увеличение веса при искусственном отборе не будет беспрерывным. Через несколько поколений, в некоторых случаях раньше, в других позже мы дойдем до известного предела в работе по подбору. Продолжаемый далее отбор не дает никаких результатов, и у нас бедет сохраняться средняя величина, достигнутая в результате отбора.

Чем можно объяснить это явление? Скандинавский ученый Иогансен показал, что отбор в пределах популяции сводится к тому, что мы отбираем (выбираем) из совокупности различных генотипов определенную чистую линию; чем дольше будем проводить этот отбор, тем больше вероятность того, что мы в конце концов отберем довольно однородный с генотипической точки зрения материал. Как только мы выделим из данной популяции отдельные чистые линии, тотчас же неизбежно придем к пределу, дальше которого отбор не будет иметь влияния. С точки зрения современных генотипических представлений нетрудно понять, что если мы имеем дело с количественными признаками, то действие отбора в популяции сводится по существу к накоплению однозначных факторов, и когда мы выделим чистую линию гомозиготную по имеющимся в данной популяции однозначным факторам, то тогда и наступает конец возможности отбора.

Возникает вопрос: а что будет, если производить отбор в пределах чистой линии? Длительные опыты, поставленные Иогансеном в течении шести лет, показали, что отбор в пределах чистой линии не дает никакого результата.

Отбор в пределах чистой линии является недействительным. Это обстоятельство является совершенно естественным, так как в пределах идеальной чистой линии мы имеем дело с гомозиготным материалом; поэтому ясно, что отбору не с чем оперировать.

Под влиянием действия отбора не может получиться создание нового наследственного признака или новой группы генов. Отбор является только механическим сортировщиком, который отбрасывает, ликвидирует одни генотипы и оставляет другие. Так как в чистой линии имеется 100% однородных, в идеале — гомозиготных форм, то ясно, что отбор здесь никакого эффекта дать не может. Это обстоятельство должно быть нами постоянно учитываемо в нашей повседневной работе.

Как видим, отбор может быть двух видов: во—первых, отбор может быть только по фенотипу, — это так называемый фенотипический отбор; во—вторых, отбор по характеру получаемого потомства и по наследственным зачаткам—это генотипический отбор. Принципиальная разница между ними заключается в том что в первом случае мы работаем по существу вслепую, так как не обращаем внимания на генотип, во втором случае мы работаем, пользуясь определенными руководящими данными, которые дает нам генетика.

Несмотря на все принципиальное различие, ни тот, ни другой отбор не в силах дать нам какое-либо изменение в пределах чистой линии. Изменение это может наступить лишь в том случае, если в этой линии произойдет мутация или в эту линию будет введен какой-либо новый ген путем скрещивания с другой группой животных.

Инбрид и генотипический отбор должен являться двумя мощными факторами в нашей повседневной практической работе.

ГЛАВА XVII

РАЗНОРОДНОЕ СПАРИВАНИЕ

В противопольжность чистому разведению отличают так называемое г е т е р о г е н н о е (разнородное) спаривание (кроссбридинг). Гетерогенным спариванием называют методы разведения при которых спаривают разнородных производителей, в крайнем случае принадлежащих к разным породам или же к разновидностям. Гетерогенное спаривание в большистве случаев является методом более трудным по своему осуществлению, чем чистое разведение, и требует для своего применения на практике больших знаний и большого опыта. В большинстве случаев и эффектность этого гетерогенного спаривания может быть получена несколько позже, чем в случае чистого разведения.

Гетерогенное спаривание подразделяется на несколько различных видов.

ПРОМЫШЛЕННОЕ СКРЕЩИВАНИЕ И ВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ

Первый метод гетерогенного спаривания—это так называемый метод т о р г о в о - п р о м ы ш л е н н о г о, или коммерческого, скрещивания. Торгово-промышленное скрещивание преследует своей целью получение пользовательных животных, т. е. таких, которые могут быть использованы сами по себе своей работой (или мехом, мясом и т. д.), но не могут служить для племенных целей.

Мы хорошо знаем, что наше служебное собаководство нередко нуждается в такого рода животных, которые ценны своим фенотипом: выносливостью, дрессируемостью, хорошими рабочими качествами—даже независимо от своих генотипических особенностей. Хорошие же генотипические достоинства нужны для наших животных для того, чтобы иметь хороших производителей, т. е. хороший генотип необходим для того, чтобы иметь хорошую живую фабрику потомков, производящую большое количество однородного хозяйственноценного материала (щенков).

Интересным примером получения пользовательных животных является спаривание пойнтеров с немецкими легавыми в Моравии с целью получения собак, уравновешенных по темпераменту, пригодных для работы в местных условиях (см. ч. III, гл. 6).

В некоторых районах нашего Союза пользуются например скрещиванием немецких овчарок и доберман-пинчеров с целью получения хорошо работающих, хорошо дрессирующихся рабочих собак

для служебных целей. Это тоже является примером промышлен-
ного скрещивания.

Перейдем ко второму виду гетерогенного спаривания. Вто-
рым методом его является так называемая видовая гибриди-
зация, суть которой заключается в скрещивании животных,
относящихся к различным видам.

Этот метод гетерогенного спаривания по существу представляет
собою некоторое видоизменение торгово-промышленного скрещи-
вания, так как оно в животноводстве в большинстве случаев при-
меняется с целью получения пользовательного животного, хотя
в некоторых случаях применение его может быть и несколько
шире.

При скрещивании например лошади с ослом или кобылы
с самцом-ослом получаются мулы и лошаки, которые предста-
вляют собой чрезвычайно выносливых животных. При скрещивании
лошади с зеброй получаются зеброиды, которых используют для
сельскохозяйственных работ на юге Украины, в государственном
заповеднике; эти помеси крупнее и зебры и лошади.

Волк при скрещивании с собаками дает вполне плодовитое
потомство. Точно так же шакал с собакой дает плодущее потом-
ство. Немецким ученым Гильцгеймером были получены трой-
ные помеси: волко-шакало-собаки.

Напротив, лиса с собакой потомства не дает. Описанные «лисо-
собаки» представляют собою продукт ошибки или заблуждения.
Даже искусственное оплодотворение между лисой и собакой
остается без последствий.

Недавно наши опыты (Ильин, 1923—1930) показали, что при
скрещивании волка с собакой наблюдается явное наследование
всех признаков по законам Менделя. Отсюда вытекает возмож-
ность постоянного использования волка для скрещивания его со
служебными собаками (лишь в умелых руках).

ПРЕОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ (ГРЕЙДИНГ)

Третий метод гетерогенного спаривания называют преобра-
зовательным скрещиванием (или—поглощением «грей-
динг»). Это такой метод работы, при котором добиваются вытесне-
ния генов данной улучшаемой группы животных путем замеще-
ния их генами из другой улучшающей группы животных. В ра-
боте по наследованию чисто качественных монофакториально об-
условленных признаков этот метод почти не имеет никакого зна-
чения: он применяется преимущественно в работе по улучшению
количественно измеренных признаков, и именно признаков, насле-
дуемых в зависимости от ряда однозначных факторов.

Преобразовательное скрещивание, производимое в течение це-
лого ряда поколений, в конце концов может дать настолько боль-
шое видоизменение фенотипа и генотипа данной группы жи-
вотных, что практически они приблизятся в данной улучшаемой
группе.

Задача вытеснения одних генов и замещения их другими ге-
нами достигается путем систематического употребления в случку
самцов улучшающей породы и выбраковкой всех гибридных самцов,

а в некоторых случаях и самок (сходных с первичным малоценным материалом).

Эти полученные гибриды рассортировываются таким образом: все самцы идут на убой, и из самок выбирают наилучших и только в крайнем случае оставляют всех полученных самок на племя. Оставленные на племя гибридные самки вновь кроются улучшающим самцом, полученное при этом гибридное поколение после выбраковки опять должно пускаться в скрещивание с улучшающей породой. Таким образом, производя в течении поколений непрерывное скрещивание с улучшающей расой и производя непрерывную выбраковку самцов и строжайший отбор среди самок, можно добиться того, что в течении сравнительно короткого срока мы создадим новую группу животных сравнительно более высококлассных, чем исходная взятая популяция.

Когда таким образом будет создана группа более совершенных животных, следует приступить к инбриду, чтобы добиться повышения гомозиготности среди этой группы.

Этот метод скрещивания иногда называется поглощением, так как при этом как бы производится поглощение одной породы признаками другой породы.

Этот метод имеет не малую ценность в так называемом экстенсивном хозяйстве, т. е. хозяйстве, которое рассчитано в своем ведении на сравнительно большую площадь и в котором имеется сравнительно малая затрата труда и специального оборудования. Поэтому этот метод мог бы быть ценным для тех товарищей, которым придется иметь дело не только с хорошим импортным племенным материалом, но и с большой массой малопородных местных собак.

Животновод старого времени предполагал, что при работе преобразовательным скрещиванием или поглощением удается добиться изменения свойств крови данного организма, почему и результат скрещивания улучшающей с улучшаемой породой назывался «полукровкой», а результат скрещивания гибрида обратно с улучшающей породой назывался «3/4-ти кровкой», последовательный результат скрещивания назывался особями, имеющими 7/8 крови и т. д.:

Таким образом неправильные представления старых животноводов можно изобразить в следующей схеме:

$M \times K$

$1/2 \times K$

$3/4 \times K$

$7/8 \times K$

$15/16 \times$

и т. д., где *M* — местная улучшаемая порода, и *K* — улучшающая культурная порода. *M* при скрещивании с *K* дает полукровку.

Полукровка, скрещенная с K, дает $^3/_4$-кровку, $^3/_4$-кровка, скрещенная с K, дает $^7/_8$-кровку и т. д.

Эта схема исходила из представления, что якобы мы имеем дело с непрерывным поглощением крови одной группы кровью другой породы. Очевидно это базируется на взгляде, что кровь является носителем наследственности. Еще Чарльз Дарвин предполагал, что кровь является местом скопления наследственных зачатков организма, что было высказано им в форме гипотезы, которую он сам назвал временной, не считая ее истинной, но необходимой для временного объяснения фактов. Гипотеза эта, названная гипотезой пангенезиса, гласит, что каждый орган выделяет наследственные зачатки в кровь. Все зачатки, попадающие через кровь, собираются в половых клетках. Чтобы проверить правильность или неправильность этого, был поставлен целый ряд экспериментов. Из их большого числа достаточно привести несколько примеров. Красивый эксперимент был поставлен английским ученым Гальтоном. Он рассуждал таким образом: если в самом деле в крови содержатся наследственные задатки свойств данного организма, то тогда мы сможем изменить потомство данного организма путем переливания ему крови из другого организма, обладающего другим наследственным составом. Для контроля он скрестил двух белых чистопородных кроликов и получил при этом белое потомство; далее, спаривая черных кроликов, выбрав таких, которые давали только черное потомство, он перелил всю кровь из черного в белого, и наиборот. Эта операция конечно не легка и удается только при достаточной умелости и аккуратности. Если наследственные зачатки передаются через кровь, то в случае такого рода переливания, мы должны получить изменение потомства. Действительность же показала, что никакого изменения потомства в результате такого рода операции не происходило.

Другой интересный опыт был проделан английским ученым Гипом. Он исходил из следующих рассуждений: если через кровь передаются наследственные зачатки, то мы должны тогда наблюдать воздействие организма матери на свойства потомка, который развивается внутри матки и снабжается кровью, исходящей из матки. Для того, чтобы проверить это предположение, им проделан был следующий чрезвычайно тонкий опыт. Он брал проверенных в смысле потомства серо-заячьих фландров и белых ангорских кроликов, оплодотворял белого кролика белым, а фландров—фландрами, и после того как со дня оплодотворения проходило несколько дней, он производил операцию беременным самкам: вскрывал брюшную полость, разрезал матку, извлекал оплодотворенное яйцо из белой крольчихи и пересаживал в матку беременной серой фландрской крольчихи, но предварительно прооперированной с удалением имевшегося яйца. Если наследственные зачатки содержатся в крови, то оплодотвореннное яйцо, будучи пересаженным в утробу серо-заячьей самки, должно было бы дать серо-заячьего кролика. Опыт же показал, что никакого изменения в развитиии окраски при этом не происходило. Оплодотворенное яйцо с набором наследственных зачатков развивалось в белого кролика и в том

случае, когда было пересажено в утробу серо-заячьей самки, и наоборот.

Интересные опыты были поставлены итальянским ученым Морпурго с кроликами и Ильиным (1924—1925) — с морскими свинками. В своих опытах автор этой книги исходил из следующих предположений: если в крови находятся наследственные зачатки, то можно было добиться изменения окраски кролика путем сшивания его кровяного русла с кровеносной системой кролика другого цвета. Морпурго, правда, не имел в своем распоряжении генетически проверенного опытного материала, мне же удалось работать с генетически точно проверенными животными.

В простейшем случае можно взять белую свинку и сшить эту свинку, предположим, с черной свинкой, обладающей генами, доминирующими над соответствующими генами, имеющимися у белой свинки.

Сшивание производится таким образом: разрезаются бок свинки, кожа, подкожный слой, мышцы брюшины и последовательно сшиваются. Понятно, что эта операция чрезвычайно трудная и не все животные при этом выживают, но в положительных случаях удается добиться того, что в случае удачного оперирования, покровы одного животного совершенно срастаются с покровами другого и совершенно невозможно установить границу между кожей одного и другого животного. Гистологическое исследование показывает, что удается добиться полного срастания кровеносных сосудов.

Если ввести какое-нибудь химическое вещество в кровь одного организма, то получается переход этого химического вещества в кровь другого организма. Например можно ввести эфир под кожу одного животного, и тогда засыпают оба. Если у нормального животного удалить обе почки, то оно издыхает с признаками мочевого отравления, или уремии; если у одного из двух сшитых животных удалить почки, то оба остаются живыми, но почки соседа начинают усиленно функционировать и увеличиваться в размере. Если отделить одного от другого, то животное, лишенное почек, вскоре издыхает.

Такого рода искусственное соединение двух организмов в один новый организм получило название парабиоза.

Парабиоз, казалось, мог разрешить вопрос о передаче наследственных особенностей организма через кровь.

Если бы в организме черной свинки находились наследственные или хотя бы химические вещества, обусловливающие развитие черного цвета, то при сшивании черной свинки с белой, мы должны были бы добиться роста черных волос у белой свинки.

Мы взяли также двух белых животных, из которых одно было лишено основного фактора окраски и обладало геном-возбудителем пигмента, а другое было лишено некоторых других генов, необходимых для развития пигмента. Если бы гены функционировали в крови, то тогда бы основной фактор от белого животного перешел бы к альбиносу, а ген-возбудитель второго животного — к животному, обладающему фактором окраски, и они должны были бы после сшивания стать оба черными.

Опыт показал, что несмотря на то, что они должное время были соединены между собою, никаких изменений пигментации при парабиозе не произошло.

Приведенных мною опытов совершенно достаточно, чтобы показать, что кровь никакого отношения к передаче веществ, обладающих наследственными признаками, не имеет. Понятия $^1/_2$, $^3/_4$ и т. д. крови могут поэтому лишь ввести в заблуждение, потому что

здесь оперируют такими терминами, которые никакого отношения к генетике не имеют. Точно также слово «чистокровный» должно быть изгнано из нашего повседневного лексикона и заменено другим более подходящим словом.

Слово «чистокровный» в том смысле, как оно понимается собаководами, не включает в себя содержания, касающегося генетических особенностей. Таким термином часто обозначают животное, экстерьер которого приближается к идеальному стандарту.

Поскольку нас интересуют больше всего генетические особенности, мы в нашей повседневной работе должны заняться выяснением гомозиготности и гетерозиготности животного и, откинув слово «чистокровный», заменить его суждением, с одной стороны, о фенотипе животного и, с другой, — о его генотипе.

Чтобы закончить вопрос о преобразовательном скрещивании следует перечислить некоторые правила, которым необходимо следовать в случае применения преобразовательного скрещивания.

1. Ограничиваться в работе немногими признаками. Чем меньше отличительных признаков между улучшаемыми и улучшающими группами собак, тем легче и быстрее можно получить улучшенных животных, наиболее приближающихся к полной гомозиготности. Поэтому необходимо прежде всего обращать внимание на наиболее важные с хозяйственной точки зрения признаки, игнорируя признаки малоценные.

2. Производить фенотипический отбор среди получаемых гибридов.

3. Добиваться, насколько это осуществимо, производства генотипического отбора, т. е. выбирать для племенного разведения животных, дающих наилучший приплод.

4. Применять породистых производителей, наиболее близких к гомозиготности по признакам, подвергающимся селекции.

5. Гибридных самцов подвергать выбраковке, спаривая полученных самок с производителями улучшающей породы.

При указанных условиях уже 3—4 последовательных скрещивания с хорошими самцами могут значительно поднять общий уровень улучшаемых собак.

ВВОДНОЕ (АУТКРОССИНГ) И ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ

Четвертый метод гетерогенного спаривания называется **вводным скрещиванием** (ауткроссинг). Старые животноводы называли это скрещивание «прилитием капли крови». Само собою понятно, что это последнее название совершенно не соответствует действительности, так как при скрещивании ни о каких каплях крови и вообще о крови речи быть не может.

Вводным скрещиванием называется такой метод, при котром происходит однократное (или вообще говоря несистематическое, немногократное) спаривание улучшаемых производителей с улучшающей породой. Полученные гибриды вновь спариваются с исходной формой, причем при помощи генотипического отбора стремятся закрепить те гены, которые желательно было бы ввести в исходную породу путем скрещивания ее с улучшающей породой.

Ввиду того что при этом получается нередко изменение качества породы в направлении преобразования ее в более культурную, благородную породу, вводное скрещивание называют иногда облагораживающим скрещиванием.

Примеры.

Скрещивание первичных основателей породы эрдель-террьер с булль-террьером с целью введения эрделям свойства мертвой хватки.

Срещивание бульдога с английской борзой с целью придания последней злобы.

Скрещивание фоксгаундов с русскими гончими с целью придать фоксгаундам большую силу, энергию и прочие лучшие полевые качества (Англия, 1910—1913 г.); с этими же целями за последние годы в Германии были произведены скрещивания между волком и немецкой овчаркой.

Пятый метод гетерогенного спаривания—это воспроизводительное скрещивание, представляющее собою до известной степени видоизменение вводного скрещивания. Оно имеет своей цлью из двух или нескольких пород, заключающий различные гены, создать новую породу, заключившую в себе ценные для нас наследственные факторы в одно гармоническое целое.

Воспроизводительное скрещивание является одним из сложных видов скрещивания. С точки зрения генотипической нетрудно здесь указать путь работы этим скрещиванием; с точки зрения чисто животноводческой очень часто можно встретиться с большими практическими затруднениями при проведении этого скрещивания.

В воспроизводительном скрещивании различают два вида, хотя по существу это деление формальное и недостаточно глубокое.

Первый вид воспроизводительного скрещивания—это простое воспроизводящее скрещивание, суть которого заключается в том, что при создании нового генотипа участвует не более двух исходных пород. Вторым видом воспроизводительного скрещивания является сложное воспроизводительное скрещивание, при котором исходными являются более двух, т. е. три и большее количество пород.

Животноводы для проведения воспроизводительного скрещивания рекомендуют определенную последовательность в применении производителей разных пород. Так например, если мы имеем дело со сложным воспроизводительным скрещиванием, животновод рекомендует скрестить одну из исходных пород со второй породой, полученных гибридов—с третьей, четвертой и т. д. Такое скрещивание животновод называет правильным переменным и противопоставляет его неправильному переменному скрещиванию, при котором берущиеся для скрещивания породы могут чередоваться в любом порядке. Итти таким путем—«правильного и неправильного чередования» пород—было бы нецелесообразно. Нужно иметь в виду, что если мы хотим сочетать несколько признаков, имеющихся у разных пород, то должны четко наметить генетический план работы в этом отношении и не связывать себя путами «правильности и неправильности чередования» пород.

Воспроизводящее скрещивание применяется ныне в СССР лишь в Центральной школе собаководства с целью выведения новой группы служебных собак.

На этом заканчивается изложение основных методов разведения. Выше перечислены основные методы разведения. В действительности же на практике нужно итти не только по этим определенным шаблонам, а индивидуализировать данную работу и от случая к случаю применять различные методы, комбинируя метод преобразовательного скрещивания с методом вводного скрещивания и т. д. Для достижения положительных результатов в работе нужно начертить себе определенный план ее, желательно (или возможно) изобразив его в виде генетических формул, тогда задача будет яснее и проще.

ГЛАВА XVIII

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИОБРЕТЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

При разборе вопросов разведения и селекции неизбежно приходится сталкиваться с проблемой наследования приобретенных признаков. Разобрав некоторые основные методы разведения, прежде чем переходить к схеме подбора производителей, остановимся вкратце на этой проблеме.

Животновод прежнего времени был убежден, что все признаки, приобретенные организмом в течении индивидуального его существования, передаются по наследству. На основе этого предположения возникла целая эволюционная теория, высказанная французским ученым Ламарком и получившая назваие ламаркизма.

Как разрешить: наследуются ли приобретенные признаки, или не наследуются? Разрешить этот вопрос можно только путем эксперимента. Все попытки дать разрешение этого вопроса умозрительным путем или путем чистого наблюдения, не подтвержденного экспериментом, должны быть отметены, так как таким путем наследование и ненаследование признаков не могут быть доказаны.

Из того факта, что признаки организма повторяются у его ближайших потомков, не следует делать вывода о наследовании признаков. Так например представим себе, что мы имеем дело с туберкулезной матерью и от нее рождается туберкулезное потомство. Следует ли из этого, что туберкулез передается по наследству, как это утверждают некоторые? Безусловно нет. Как раз туберкулез, так же как и сифилис человека, не имеет специальных наследственных зачатков, но когда детеныши развиваются в утробе туберкулезной или сифилитической матери, то они имеют возможность заразиться непосредственно от самой матери. В данном случае мы имеем дело с внутренним, плацентарным, заражением, с внутриутробным заражением.

Большое количество болезней и относится к числу такого рода болезней, передаваемых через утробу матери. Чрезвычайно интересен тот факт, что передача заражения какой-нибудь инфекцион-

ной болезнью возможна не только от матери к потомку, но и от отца. Специальный опыт показал, что целый ряд возбудителей болезней и химических веществ, которые функционируют в крови отца, могут перейти в сперму и вместе с ней в матку самки. Здесь наследования нет, а есть чисто механическая передача от отца или матери к сыну.

Если наследование приобретенных признаков имеет место, то мы должны мыслить себе одну из двух возможностей передачи по наследству приобретенных признаков. Теоретическое предположение о наследовании приобретенных признаков сводится к следующему. Изменение, вызываемое внешними факторами в фенотипе организма, как-то должно передаваться в его генотип: по мнению ламаркистов, фенотипическое изменение того или иного органа передается каким-то путем в половые клетки и там вызывает соответствующее изменение.

Как это может произойти? Первая *мыслимая* возможность заключается в том, что изменение в фенотипе собаки, вызванное действием внешних факторов, как-то проводится через все тело (сому) и вызывает соответствующие изменения в половых клетках, именно в генах зародышевых клеток. Такого рода мыслимая возможность получила название *соматической индукции*.

Во-вторых, можно было бы мыслить, что внешний фактор, действующий на сому (тело), может действовать и сквозь сому непосредственно на гены зародошевых клеток; тут мы имели бы дело с параллельным воздействием фактора на сому и на гены зародышевых клеток. Такого рода мыслимая возможность получила название *параллельной индукции*.

Может возникнуть вопрос: возможно ли проникновение внешних факторов внутрь тела, непосредственно в зародышевые клетки? Что это возможно—доказывается рядом опытов. Приведем один опыт с пятнистой саламандрой, проделанный Сечеровым. Для опыта было взято большое количество саламандр, были разрезаны у них кожа и брюшная полость и в темноте внутрь тела, вблизи от половых желез, им вшивали кусочки светочувствительной фотографической бумаги. Животные содержались в темноте до заживления раны. После заживления раны восстанавливалась полная непрерывность покровов. После прохождения некоторого срока саламандры делились на две группы: одна оставалась в темноте, а другая выносилась на короткий срок на свет и после этого возращалась в темноту. Если свет обладает способностью проникать сквозь ткань в организм, то саламандры на свету должны были дать измененную бумагу, а в темноте неизмененную. Опыт показал, что светочувствительная бумага, зашитая в саламандрах, сидевших на свету, оказалась потемневшей, а в тех, которые сидели в темноте, оказалась неизмененной. Таким образом свет проник внутрь сквозь ткани и органы живого животного: при этом удалось точно установить, какое *количество* и *интенсивность* света проникает сквозь целую, неповрежденную саламандру. Таким образом опыт показал, что внешний фактор *может* проникнуть сквозь сому до зародошевой железы.

На эту тему — наследование приобретенных признаков—было произведено много экспериментов, и все они показали, что ни

соматическая, ни параллельная индукция невозможны, т. е. признаки, вызванные у данного индивида в соме под влиянием внешней среды, по наследству не передаются и не оказывают никакого влияния на его гены.

Упомянем прежде всего, что механические повреждения и увечья по наслудству не передаются. Есть целый ряд увечий, которые проделываются на ряде поколений в течении многих сотен лет и все-таки по наследству не передаются. Так например у собак проводится в течении многих десятилетий и даже сотен лет отрезание хвоста; древность этого обычая повидимому очень велика: еще древние римляне, по свидетельсву римского писателя Колюмелля, производили укорочение хвоста у своих собак, по обычаю, путем перегрызания зубами. Несмотря на длительность обрезания хвостов,—у некоторых пород в течении очень многих поколений (у немецких легавых в течении около 250 лет),—это все-таки не сказывается на длине хвоста потомков. Правда, иногда рождаются безхвостые и короткохвостые собаки, но эта прирожденная бесхвостость, как мы видели выше (ч. II, гл. 2), обусловливается специальным геном и появляется как среди пород, у которых рубят хвост (доберман-пинчеры, ротвайлеры, фокстеррьеры), так и среди пород, у которых хвосты не рубят (немецкая овчарка, доги) и даже среди диких представителей семейства собачьих, как например среди лис (К. Brandt, Deutsche Jager Zeitung).

Немецкий ученый Вейсман проделал специальный опыт обрезания хвостов у мышей в течении 22 последовательных поколений, пропустив таким образом через свои руки 1 592 мыши: ни у одной из них не было заметно ни малейшего укорочения хвоста.

Таким образом преобретенная в течении индивидуальной жизни (хотя бы в ряду многих поколений) укороченность хвоста по наследству не передается.

Прирожденная короткохвостость в глазах неосведомленного собаковода сходна с искусственно получаемой короткохвостостью; но в действительности, как мы уже упоминали, сходство это лишь поверхностное. Позвонки в прирожденно коротком хвосте несколько короче нормы; последний позвонок несколько сжат с боков, лишен межпозвоночной пластинки, конец его несколько раздут, равномерно закруглен. Последний позвонок искусственно укороченного хвоста круглый в поперечнике; на конце его имеется межпозвоночная пластинка, длина позвонков больше (Scahama).

Следует отметить, что прирожденная короткохвостость может быть путем длительного отбора закреплена в наследовании у данной группы животных (породы, подпороды и т. п.). Примерами этому могут служить породы: шипперке (карликоовый шпиц корабельщиков) гладкошерстная легавая брак-бурбоне (кратко: бурбоны) (рис. 77), английская овчарка бобтайли и др. Шипперке ранее обладали длинными хвостами, но в результате отбора на племя прирожденно бесхвостых собак в настоящее время эти собаки являются совершенно бесхвостыми, и последний спинной позвонок кончается непосредственно над задним проходом. Однако ввиду того что бесхвостость является доминантным (или неполно доминантным) признаком, некоторые бесхвостые шипперке могут оказаться гетерозиготами, от которых при скрещивании с такими же

гетерозиготами рождаются щенки с длинными нормальными хвостами (хвосты при этом отрезаются или попросту выдергиваются хозяевами с целью удовлетворения стандарту.

Бурбоны обладают от рождения коротким зачаточным хвостом, что и является главным отличительным признаком этого отродья, так как тип телосложения и формы головы является малопостоянным. По свидетельству Сабанеева, разновидность эта выведена путем длительного подбора куцых щенков.



Рис. 77. Легавая собака, брак-бурбоне («Бурбон») с прирожденно-коротким хвостом.
(По Белькруа, из Сабанеева, 1896).

Изложенные факты указывают, что рождение короткохвостых и бесхвостых щенков среди нормальных собак останавливало и привлекало внимание человека, следствием чего и являются очевидно длительный подбор и выведение короткохвостовых пород. Это наводит на мысль, что быть может и обычай обрезания (купирования) хвостов явился как подражание естественным случаям появления прирожденно короткохвостовых собак. Нам кажется это очень вероятным, и следовательно при этом обычный ход рассуждений собаковода должен быть поставлен на голову: не потому рождаются изредка прирожденно короткохвостовые щенки, что в данной породе практикуется обрубание хвоста, а потому именно и появился обычай обрубания хвоста, что нередко наблюдались случаи рождения прирожденно короткохвостовых собак.[1]

Аналогичные данные, показывающие на неисследуемость механических повреждений, известны и из других областей.

---

[1] Это конечно относится к тем случаям, когда обрубание хвоста вызвано прямой необходимостью, как например помеха хвоста и загрязнение его калом у ездовых гиляцких лаек (хотя и этот случай подлежит детальной проверке).

У одного племени, живущего в Африке, имеется интересный обычай: по наступлении половой зрелости производится удаление всех волос на теле за исключением волос на голове. Несмотря на то что этот обычай применяется в течении нескольких тысяч лет, все-таки волосы приходится выщипывать.

Таким образом все механические повреждения, без всякого сомнения, по наследству не передаются. Может возникнуть вопрос: быть может более глубокие изменения по наследству передаются? Опыт показал, что любое приобретенное изменение, вызванное в организме, по наследству не передается.

Приведем один очень показательный пример, который был получен ученым, защищавшим возможность приобретения наследственных признаков.

Это опыт с саламандрами, произведенный ученым К а м м е р е р о м. Как мы видели (см. I ч.), у саламандры можно вызвать изменение окраски путем помещения ее на соответствующий фон. Нормальная расцветка черных и желтых пятен при помещении на желтый фон в течении нескольких лет изменяется в сторону увеличения желтого, а на черном фоне—увеличения черного. В природе встречаются две разновидности саламандр одна, типичная, содержащая большое количество черного пигмента, а другая—очень малое количество его, расположенного в виде полосок. Если скрестить обыкновенную типичную форму с полосчатой, то наблюдается обыкновенное расщепление во втором поколении: три типичных и одна полосчатая.

К а м м е р е р брал более темную, типичную саламандру и помещал ее на желтый фон. В течении четырех лет окраска ее становилась более желтой и сходной с полосчатой формой. После такого видоизменения окраски он удалял из саламандры половую железу и пересаживал ей нормальную половую железу от типичной, более чернойй саламандры. Если те химические изменения, которые произошли в фенотипе организма, могут передаваться зародошевым клеткам путем соматической индукции, тогда ясно, что при пересадке новой железы должно получиться изменение генов в пересаженной железе и тогда у этой саламандры в новой половой железе должны образовываться иные гены, нежели присущие этой половой железе (типичной формы), а именно—гены полосчатости; саламандра, по фенотипу приблизившаяся к полосчатой форме, должна была давать гены полосчатой формы, а не типической, обыкновенной формы.

Опыт показал противоположное: если взять типичную форму, превратившуюся в полосчатую и подвергшуюся пересаживанию половой железы после пожелтения, и скрестить с прирожденной полосчатой формой, то родятся все типичные неполосчатые, потому что сходство это является лишь фенотипическим сходством и никакого изменения генов признаков нет.

Интересный эксперимент произвел американский ученый Л и п п и н к о т т. Работая с курами голубого цвета, он установил, что в некоторых случаях голубая курица к старости белеет. Эти куры были генотипически выверены, и генопит каждой из них он знал. На этом примере можно легко выяснить вопрос: влияет ли изменение сомы на гены, или нет. Скрещивание этой побелевшей

курицы показало, что никакого изменения ее наследственных задатков не произошло. Она давала такое же потомство, как и до того, как это изменение произошло.

Не останавливаясь на дальнейших примерах, отметим, что современные научные данные с полной несомненностью установили, что все признаки, приобретаемые данным организмом в течении его индивидуального существования, по наследству не передаются.

Таким образом в повседневной практической работе нечего опасаться передачи по наследству того физиологического состояния, в котором находится данный организм. Так например, нечего бояться, что производитель в состоянии линьки или с невылинявшей пока целиком шерстью передаст это своему потомству. Точно так же для качества рождающегося потомства безразлично, хорошо или плохо выдрессирована данная собака; что касается влияния здоровья, то оно не оказывает специфического влияния на потомство, но может являться неблагоприятным моментом для условия протекания беременности (см. ниже, гл. 6).

Вопрос о взаимоотношении организма и среды в смысле образования наследственных признаков является эволюционным вопросом, и здесь лишь нужно сказать, что внешняя среда безусловно является фактором, ответственным за эволюцию организма. Она является фактором, который может вызвать новые наследственные признаки, но это вызывание происходит не тупем наследования приобретенных признаков, т. е. не путем закрепления того, что получилось в фенотипе данной особи под влиянием внешней среды—это происходит путем мутации в генах, вызванной внешними факторами. При этом одной из характерных особенностей получения мутации под влиянием внешних факторов является тот факт, что между количеством внешнего раздражителя и качеством получаемого признака никакой связи нет (экспериментальное получение мутации—см. об этом курсы общей генетики).

Таким образом никакого решающего влияния состояние, в котором находится организм, на потомство не производит.

Главнейшее, что должно быть учтено в производителе, — это генотипические особенности. Как же подходить к подбору производителей в каждом отдельном случае?

Ознакомившись с различными методами разведения и с вопросом о ненаследовании приобретенных признаков, постараемся вкратце изложить схему подбора, независимо от применяемого метода скрещивания.

ГЛАВА XIX

СХЕМА ПОДБОРА ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ

Подбор производителей, как мы видели, является одной из *основных* задач при разведении собак. Удачный или неудачный выбор кобеля и суки как производителей *определяет* качество получаемого потомства. Поэтому основным в задаче разведения и является подбор производителей. Однако для достижения успеха никоим образом не следует забывать и о гигиене вязки, правиль-

ном уходе за беременной и кормящей сукой и о рациональном воспитании молодняка.

Собаковод, желая заняться разведением, должен прежде всего тщательно продумать весь вопрос и поставить себе совершенно ясную и определенную задачу, которую он хочет преследовать при получении молодняка.

Исходя из этой цели и применяясь к конкретному материалу, имеющемуся в нашем распоряжении, мы выбираем метод скрещивания, а исходя из цели и метода скрещивания, мы и проводим конкретную работу по выбору партнеров для скрещивания самцов и самок.

Сознательный собаковод должен прежде всего помнить, что служебная собака предназначена для несения определенной работы, как нужный и важный помощник человека, а отнюдь не является игрушкой и забавой для бездельника. Отсюда ясно, что общей целью, которая объединяет всех советских собаководов, является создание мощных массивов наиболее производительно функционирующих собак, соответствующих требованиям, предъявляемым к ним нашим служебным собаководством. В осуществлении этой цели мы должны стремиться к получению молодняка с наследственными задатками полезных служебных качеств, но отнюдь не гнаться за требованиями прихотливой моды, стремящейся наделить собаку целым рядом порой и изящных, но бесполезных особенностей.

ОБЩИЙ ПОДХОД К ВЫБОРУ ПРОИЗВОДИТЕЛЯ

Доныне у нас общепринято в собаководстве, что подбором производителя занимаются почти исключительно владельцы (и питомники) сук, владельцы же кобелей не прилагают специального труда и особенно не задумываются над выбором партнера, наиболее соответствующего их кобелю. Однако мы считаем необходимым в интересах развития служебных качеств нашего собачьего материала настойчиво рекомендовать владельцам хороших кобелей, так же как и владельцам сук, активно прорабатывать вопросы подбора производителей, как партнеров для своей собаки независимо от ее пола. Обычной ошибкой собаковода является то, что он закрепляет самца-производителя и к этому самцу подбирает различных самок. В действительности же в процессе работы надо избегать такого рода односторонности и производить взаимный подбор.

Заводчик только тогда сможет более или менее сознательно подобрать партнера для своего животного, если он будет знать прежде всего своих собак. Поэтому первое, с чего начинается подбор производителей (и притом задолго до самой вязки),—это детальное изучение своего собственного пса и лишь затем по возможности также детальное изучение намеченного кандидата в партнеры.

В чем заключается выбор производителя? Он заключается прежде всего в оценке производителя. Мы должны оценить качество данного животного как кандидата в партнеры к другому животному с целью получения желаемого приплода или непосредственно в первом поколении, или в более далеком будущем. Не генетик при подборе производителей производит оценку только по эк-

стерьеру животного, только по фенотипу, по внешним признакам
данного животного. Мы же должны при оценке производителей
производить оценку по всем их особенностям, и не столько фено-
типическим, сколько генотипическим. Мы должны прежде всего
стараться выяснить генотип животного по данным, интересующим
нас признакам.

Изучение и оценка собаки как производителя распадается на
следующие конкретные отдельности: 1) изучение экстерьера,
2) оценка ее здоровья, 3) испытание ее рабочих качеств и 4) вы-
яснение ее наследственных (генотипических) особенностей.

ЭКСТЕРЬЕР

Определенные требования к экстерьеру для нас необходимы постольку, поскольку для выявления физиологических свойств собаки она нуждается в совершенно своеобразной совокупности признаков ее строения, морфолого-анатомических особенностей, которые позволяют животному быть рабочей «машиной» для осуществления рабочих способностей собаки. Следовательно необходимо, чтобы собаковод, познакомившись со стандартными требованиями для данной породы, критически разобрался в них и практически изучил примеры типичных представителей.

При этом не следует ограничиваться поверхностным осмотром собаки. Чрезвычайно желательно биометрическое (измерительное) исследование.[1] Далее необходимо детально разобраться во всех отдельных признаках своей собаки, тщательно обдумав, какие из особенностей являются лишь результатом неблагоприятных внешних условий развития и воспитания (например недоразвитие из-за голодания, плохого выгула и т. д., следы рахита и пр.) и какие из особенностей обусловлены наследственными особенностями родителей (общий тип строения туловища и конечностей, форма черепа и т. д.). При разведении служебных собак мы должны быть особенно требовательны по отношению к практически важнейшим свойствам и игнорировать все второстепенное, несущественное, маловажное.

КОНДИЦИИ

То физиологическое состояние, в котором в момент исследо-
вания находится собака, обязательно отражается и на ее формах.
Это состояние называется **к о н д и ц и е й** (дословно—состояние).
То физиологическое состояние, в котором находится в данный
момент собака, обязательно отражается в той или иной степени
на здоровье и формах животного; поэтому мы и должны считаться
с этими обстоятельствами. Кондициям организма некоторые соба-
ководы склонны придавать слишком большое значение. В действи-
тельности же кондиции производителя никаким о п р е д е л я ю-

---

[1] Такого рода биометрическое исследование пока еще не вошло широко
в обиход служебного собаководства. В дальнейшем необходимо будет озабо-
титься о широком развитии таких исследований путем создания специальных
пунктов. В настоящее же время биометрическое исследование служебной собаки
может быть произведено в научно-исследовательской кюнологической лабораторили
Центральной Школы военного собаководства РККА по предварительному сговору
с ее заведующим.

щим значением в наследовании не обладают, имея то же самое значение, что и здоровье производителя.

Кондиции производителя относятся к числу приобретенных в течении данного периода индивидуального развития собаки. Все же признаки приобретенные, т. е. полученные у взрослого животного под влиянием факторов внешней среды, условий развития, содержания, кормления и т. д., как мы уже знаем, по наследству не передаются и не оказывают никакого влияния на наследственные особенности рождающегося молодняка, как это твердо установлено наукой.

ЗДОРОВЬЕ

При оценке здоровья производителей следует отличать наследственные болезни от приобретенных.

Наследственные болезни особенно вредны, так как они, в явном ли виде или в скрытом состоянии, обязательно передаются потомкам и посему наличие их у производителя должно безусловно дисквалифицировать производителя. К числу таковых например относятся: глаукома (повышенное глазное давление), колобома (дефекты в радужине глаза), периодическое воспаление глаз, серое бельмо хрусталика (наследственная катаракта), свистящее удушье, расщепленность неба, некоторые виды эпилепсии (падучей) и т. д. Нередко болезни передаются по наследству не как таковые, а в форме предрасположений к ним (периодическое воспаление глаз и т. п.).

Приобретенные болезни имеют гораздо меньшее значение, поскольку они не затрагивают наследственных зачатков и по наследству не передаются. Поэтому целый ряд таких заболеваний, особенно в слабой степени, препятствием к спариванию служить не может (кожные заболевания, глистные инвазии и т. д.).

Тем не менее общее здоровье производителей имеет очень большое значение, поскольку здоровые дети могут получаться легче всего от здоровых родителей. При этом состояние здоровья суки по большей части имеет большее значение, чем здоровье кобеля, так как больная мать обычно не может дать хорошее потомство ввиду того, что условия развития щенков в ее утробе будут далеки от нормы и щенок в утробе истощенной матери не сможет получить в достаточном количестве питательных веществ и развивается слабым и хилым. Вообще нужно принять за правило— больную суку не вязать. Здоровье самца также может иметь здесь значение, так как от больного, истощенного самца может быть не вполне здоровая сперма; кроме того установлено, что в случае некоторых заболеваний самца происходит деформация сперматозоидов, в некоторых случаях—слабая активность их и даже иногда нарушены целости хвостика сперматозоидов. В отдельных случаях однако помощь советом окажет ветеринарный врач.

РАБОЧИЕ КАЧЕСТВА

В тесной связи со здоровьем собаки находится и ее работоспособность. Следует однако твердо помнить, что состояние работоспособности собаки перед вязкой и в момент ее, степень обученности,

дрессированности собаки, продолжительность и качество ее обучения не имеет *никакого* значения в передаче этих свойств потомству. Передается по наследству лишь наследственные задатки, определяющие способность собаки к обучению. Поэтому безразлично, был ли хорошо выдрессирован производитель, или плохо. Важно лишь, чтобы он обладал соответствующими наследственными задатками. Это же относится и ко всем остальным рабочим качествам собаки. Все эти свойства передаются по наследству в виде тех или иных предрасположений. Здесь особенно важны внимательность, наблюдательность и вдумчивость заводчика, так как здесь уловить наследственные особенности производителя нередко труднее, нежели в других случаях.

НАСЛЕДСТВЕННЫЕ ЗАДАТКИ

Однако наибольшее значение при подборе по рабочим качествам, точно так же, как и по экстерьеру и здоровью, имеют наследственные задатки производителей. Таким образом мы видим, что следует обратить особое внимание на различие между признаками и наследственными задатками производителей.

Все признаки, которые можно обнаружить у взрослого развитого животного: экстерьерные, физиологические (рабочие качества и пр.), анатомические и т. д. в совокупности, как мы знаем из предыдущего, называются фенотипом. В подборе производителей наиболее важным является отнюдь не фенотип собаки, а ее способность зарождать то или иное потомство при скрещивании с определенными особями. Следовательно основное значение при этом имеет совокупность наследственных задатков животных, т. е. его «наследственная конституция», или генопит.

Практическая ценность производителя тем выше, чем лучшее потомство он способен давать. Следует различать между умением *увеличивать количество животных* и *умением повышать их качество*.

Широко растпространены мнения: «подобное производит подобное», «яблоко от яблони не далеко падает» и т. п. Как мы знаем из вышеизложенного все подобные суждения совершенно не верны. Далеко не каждая хорошая по внешности и рабочим качествам собака может дать столь же хорошее потомство. Наоборот, очень часто «подобное производить неподобное» и т. д. Производитель, будучи очень низок по своим индивидуальным качествам, может тем не менее давать великолепное потомство, твердо передающее по наследству свои особенности. И наоборот, идеальный пес может давать никчемное потомство. Каждый опытный собаковод, порывшись в своей памяти, сможет вспомнить не мало примеров из повседневной жизни (хотя бы последних лет), подтвердающих последние положения.

Отсюда ясна необходимость изучения основных законов наследственности для каждого собаковода, особенно для работника служебного собаководства, желающего заниматься разведением собак. Еще раз следует со всей настойчивостью подчеркнуть огромное значение, которое имеет данные генетики для практического раз-

ведения животных. Поэтому совершенно необходимо каждому собаководу ознакомиться хотя бы с начатками генетики и с современными принципами племенного разведения.

ПРОСТЕЙШЕЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ ГЕНОТИПИЧЕСКИХ ДОСТОИНСТВ

Основная конкретная задача при выборе партнера для спаривания заключается в определении генотипических особенностей производителя. Определить генотип производителей полностью нет никакой необходимости (и практически невозможно). Следует лишь стремиться установить, насколько ценен генотип животного в отношении интересующих нас признаков.

Родословные в этом отношении приносят не так уж много пользы. Самым лучшим доказательством ценности генотипа производителя является качество производимого им потомства. Таким образом учет всего потомства данного производителя является одним из необходимейших мероприятий для оценки племенных достоинств собаки. К сожалению, в настоящее время организация такого рода учета в государственном масштабе пока еще неналажена, но мы настаиваем ныне о проведении соответствующих мероприятий.[1] Тем более сознательный заводчик обязан ныне собрать как можно полнее сведения о племенной работе данного интересующего его производителя и вести точнейший учет всего потомства своей собаки.

Делая оценку данного производителя, следует иметь в виду как качество его потомков, так и отношение числа хороших потомков к неудовлетворительным. Общий высокий уровень большинства его потомков имеет большее значение, чем наличие одного выдающегося примера наряду с большим количеством малоудовлетворительных животных. Еще более конечно обесценивает способность данного производителя давать со всеми суками малоценное потомство. При этом следует выяснять, являются ли потомки от данной суки (кобеля) в среднем лучшими по данному признаку, чем мать (отец) в том же возрасте, или же худшими, и так с разными партнерами: данного кобеля с лучшими и худшими суками и наоборот.

К сожалению, суки в меньшей степени могут быть подвергнуты такой индивидуальной оценке производительности ввиду меньших количеств их вязок, чем кобели. Последние конечно редко когда могут быть так полно обследованы (особенно в начале их племенной работы).

Поэтому помимо оценки потомства данного производителя необходимо изучить племенные достоинства ближайших родственников: отца, матери, братьев, сестер,[2] далее дядей и теток родителей.

Если отец данного производителя с разными суками и его мать с разными кобелями давали хорошее потомство, это дает

---

[1] В имеющих вскоре появиться в печати «Трудах научно-исследовательской кюнологической лаборатории Центральной школы в/с. РККА» печатается статья о генетически обоснованном ведении родословных книг.

[2] В родословных собак мы считаем совершенно необходим учет братьев и сестер данной особи и братьев и сестер родителей.

основание ожидать более ценного генотипа и у данной особи. Производительные племенные качества отца и матери имеют большое значение в оценке генотипа данного производителя. Племенные качества брата и сестры в отношении к передаче свойств дрессируемости, экстерьерных количественных особенностей, выносливости и т. д. имеют такое же значение в оценке генотипа данной особи, как и племенные достоинства родителей. Большая однородность племенных качеств однопометников данного производителя чрезвычайно повышает шансы на хорошие племенные достоинства.

Далее имеет некоторое значение и однородность или разнородность по своим качествам тех семей (пометов), в которых родились родители данного производителя, т. е. иначе говоря, учет фенотипов и племенных качеств дядей и теток исследуемой особи.

Прадеды не имеют большого значения в оценке производительности данной собаки, а об остальных предках совершенно не приходится и говорить; наличие классных предков , начиная с прадедов, никаким образом не может хоть сколько-нибудь гарантировать генотипическую ценность производителя.

Наибольшее значение в оценке производительности данной особи имеют племенные особенности ближайших предков и ближайших боковых родственников: особенное значение при этом имеют именно самцы, племенные качества которых, ввиду их большой отобранности и меньшего числа, в среднем обычно выше качеств самки.

СХЕМА ОЦЕНКИ ПРОИЗВОДИТЕЛЯ

Таким образом при сознательном выборе производителя по его наследственным достоинствам необходимо изучить:

1. Фенотип самого производителя (экстерьер, рабочие качества и здоровье).
2. Фенотип его отца, матери и деда, бабки.
3. Собственное потомство производителя при скрещивании с разными партнерами.
4. Племенные достоинства его отца при вязках с разными суками.
5. Племенные достоинства его матери при вязках с разными кобелями.
6. Племенные достоинства его братьев и сестер как однопометников, так и прочих с разными производителями. В частности обратить особое внимание на племенные особенности однопометников.

Практически при выборе производителя прежде всего *обратить* внимание на качество даваемого им потомства с разными партнерами. Далее *выяснить*, имеет ли он хороших родных братьев и сестер, дающих хорошее потомство и дающих плохое потомство (отношение первых ко вторым). Наконец *выяснить* фенотип и племенные качества его родителей.

При этом стараются произвести уравнивающий подбор производителей: при плохих племенных качествах (испытанных или предполагаемых, суди по ближайшим родственникам) данной суки

подыскивают для нее кобеля с соответствующими хорошими племенными качествами. Отнюдь не понимать это так примитивно, как это делают собаководы, у которых распространен уравнивающий подбор по внешности производителя.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подбор производителей является одним из основных методов повышения служебных качеств нашего собачьего материала. Успешное развитие советского собаководства определяется прежде всего успешным использованием тех наших внутренних возможностей, которые заложены в наследственных особенностях наших собак как импортированных, так и местных. Наряду с мероприятиями, способствующими улучшению условий содержания, воспитания и развития собак, улучшение генофонда—основа быстрого и успешного развития служебного собаководства в СССР.

Поэтому мы должны обратить особое внимание на изучение и разработку проблем генетики и селекции служебных собак, помня о том, что качество массивов собак определяется тем фондом заключенных в них наследственных задатков, ценных служебных качеств, концентрация которых (задатков) и быстрота накопления зависит от правильной, генетически обоснованной работы по подбору производителей.

Быстрая работа по улучшению генофонда наших собак возможна лишь при условии ичерпания всех наших внутренних ресурсов как по линии собачьего материала, так и по линии полного использования в этом отношении наших наличных кадров. В отношении первого следует заострить внимание прежде всего на правильном генетическом подборе производителей и, во-вторых, на необходимости детального исследования местных пород нашего Союза: лайках, украинских овчарках, закавказских овчарках и т. д. На этом последнем вопросе в настоящей книге мы из-за отсутствия места остановились лишь ненадолго.[1]

Что касается вопроса о кадрах, то здесь мне хотелось бы обратиться с призывом ко всем работникам служебного собаководства о необходимости быстрейшего приложения к повседневной практической работе достижений современной генетики. Работа эта очень трудна, готовых рецептов нет и быть не может, и поэтому успех может быть достигнут лишь путем длительного и упорного труда в производстве и прежде всего путем работы над собою. Упорно двигаясь вперед и повышая свою генетическую грамотность, мы будем работать для успешной социалистической реконструкции собаководства как части всего народного хозяйства СССР.

---

[1] Подробнее см. о местных породах СССР в печатающихся ныне «Трудах научно-исследовательской кюнологической лаборатории Центральной школы в/с. РККА».

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Предисловие 3
Введение. Кюнология как наука 5

Часть I. **Изменчивость собак**

Глава I. Общие данные об изменчивости собаки 7
Глава II. Статика изменчивости 11
Индивидуальная изменчивость 12
Групповая изменчивость 19
Глава III. Динамика изменчивости 22
Изменчивость, вызываемая прямым влиянием внешней среды . . . . . —
Изменчивость, вызываемая наследственными различиями 28

Часть II. **Общие законы наследования в применении к собаке.**

Глава IV. Основные законы Менделя (наследование качественных признаков) 31
Задачи по генетике собак (№№ 1—14) 50
Глава V. Наследование количественных различий в проявлении признака 51
Глава VI. Новообразования при скрещиваниях 60
Глава VII. Явления альбинизма 63
Глава VIII. Множественность действия генов 68
Задачи (№№ 15—23) 72

Часть III. **Наследственные свойства собак (частная генетика собаки).**

Глава IX. Типы окраски и расцветки шерсти 73
Типы окрасок служебных собак 78
Типы окрасок «сторожевых» собак 94
Типы окрасок борзых собак 97
Типы окрасок у таксов 98
Типы окрасок легавых и гончих собак 99
Глава X. Типы окрасок глаз 106
Обзорная таблица основных генов окраски собак 112
Глава XI. Типы структуры шерстного покрова 113
Глава XII. Экстерьерные особенности формы и телосложения 118
Телосложение, рост и величина . . . . . —
Череп, его размеры и форма 119
Уши и нос 125
Конечности и хвост 127
Глава XIII. Физиологические особенности 128

Часть IV. **Методы разведения и основы селекции собак.**

Глава XIV. Селекция и методы разведения 131
Глава XV. Родственное разведение (инбридинг) 133
Глава XVI. Чистые линии и отбор 141
Глава XVII. Разнородное спаривание 143
Промышленное скрещивание и видовая гибридизация . . . . . —
Преобразовательное скрещивание (грейдинг) 144
Вводное (ауткроссинг) и воспроизводительное скрещивание 148
Глава XVIII. Наследование преобретенных признаков 150
Глава XIX. Схема подбора производителей 155
Общий подход к выбору производителя 156
Экстерьер 157
Кондиции . . . . . —
Здоровье 158
Рабочие качества . . . . . —
Наследственные задатки 159
Простейшее определение 160
Схема оценки производителя 162

Заключение 162

Работы автора настоящей книги по генетике собак.

1. Основные законы наследственности и кюнология. «Собаководство и дрессировка», № 1 за 1926 г.

2. Скрещивания собак, отличающиеся по многим признакам. Там же, № 6 за 1926 г.

3. Рубиновоглазие у млекопитающих. — Собаки. Труды лаборатории Московского зоопарка, т. I, 1926 г.

4. Рубиновые глаза у собак. «Собаководство и дрессировка», № 1 за 1928 г.

5. — О влиянии родственного разведения. Там же, №№ 7 и 8 за 1928 г.

6. Внешний вид служебных собак.

7. Теоретические основы разведения собак. 2 главы (XI и XII) в «Руководстве по использованию военнослужебных собак в РККА», Гиз, М., 1930 г.

8. Научные основы подбора собак-производителей. «Собаководство и дрессировка», №№ 11 и 12 за 1930 г.

9. Наследование окраски у доберман-пинчера. Труды Ленинской Академии по физиологии развития, т. VI. 1931 г.

10. Расщепление при скрещивании волка и собаки и материалы по генетике домашней собаки. Труды Ленинской Академии по физиологии развития, т. VII, 1931 г.

Помимо того ныне печатается ряд статей автора и его сотрудников в «Трудах научно-исследовательской кюнологической лаборатории Центральной школы в/с РККА».

Литература по генетике собак и подбору производителей помимо работ автора, к сожалению, совершенно отсутствует на русском языке. На иностранных языках литературы по генетике с собаководческим уклоном также нет, но зато имеется ряд специальных работ по генетике собаки, освещающих тот или иной узкий вопрос. Главы по разведению собак в руководствах по собаке далеко недостаточны по содержанию и не стоят на современном научном уровне, а потому и непригодны.

Для дальнейшего усовершенствования лучше всего порекомендовать общие курсы по генетике. Из них мы считаем наиболее пригодными для этой цели следующие:

1. Синнот Э. и Денн Л. Курс генетики. Гиз, М., 1931 г.

2. Гольдшмитд Р. Учение о наследственности.

3. Филипченко Ю. А. Генетика. Гиз, 1929 г.

ИЛЬИН Н. А.

ГЕНЕТИКА И РАЗВЕДЕНИЕ СОБАК

ИБ№ 2818

Сдано в набор 2.4.92. Подписано в печать 27.5.92.
Формат $60 \times 90^1/_{16}$. Бумага типогравская № 1.
Гарнитура литературная. Печать офсетная.
Печ. л. 10,5. Тираж 40 000 экз. Заказ 6010
Цена договорная

Российское кинологическое общество («Астра»):

— уникальное объединение высококлассных специалистов в области кинологии, передовые методы организации работы
— компьютерный банк данных, система распределения щенков.

Полная самостоятельность руководителей клубов различных пород, единственный критерий оценки работы — высокое качество поголовья!

Высококвалифицированные дрессировщики, готовящие собак по любым курсам дрессировки.

Широкие связи с кинологическими организациями различных стран.

Вы хотите иметь высокопородную собаку, способную составить конкуренцию на выставке любого ранга, обращайтесь в Российское Кинологическое Общество.

Производится запись на щенков следующих пород:

немецкой овчарки
хаски
восточно-европейской овчарки
эрдель-терьера
бельтерьера
боксера
русской псовой борзой
афганской борзой (абориген)
афгана
скотч-терьера
бедлингтон-терьера
уилпета
тайгана
азавака
ротвейлера
французского бульдога
американского кокер-спаниэля
черного терьера
ньюфаундленда
японского хина
дога
южно-русской овчарки
колли
таксы стандартной (г/ш, д/ш, ж/ш)

Продолжается запись на абонементное обслуживание (корма, ветеринария)

По всем интересующим Вас вопросам обращаться:
121 002 Москва ул. Вахтангова д. 3.
Росскийское кинологическое общество.
Тел. 241-74-60 телефакс 241-74-60
с 16 до 20 ч (кроме субботы и воскресенья).

Предлагаем Вашему вниманию первое с 1932 г. переиздание книги Ильина «Генетика и разведение собак». В наше время, когда основные тенденции в разведении животных прочно закрепились на генетических принципах, блестящая работа профессора Ильина окажет неоценимую помощь специалистам-кинологам в их практической работе.

Выпуском этой книги Российское кинологическое Общество начинает издание серии книг по различным вопросам кинологии.

Готовятся к выпуску:

Языков «Дрессировка собак»
Р. Домманже «Дрессировка Фрамма».
Сборник стандартов пород собак (ФЦИ) и другая литература по кинологии

По поводу приобретения литературы обращаться:
121 002 Москва ул. Вахтангова д. 3.
Российское кинологическое общество.
Тел. 241-74-60 телефакс 241-74-60.

Опечатка

Страница	Строка	Отпечатано	Должно быть
166	1-я строка сверху	Российское кинологическое общество («Астра»).	Российское кинологическое общество **«Арта»**.

Зак. 6010